

EXTRAFOVEALE AUGENFOLGEBEWEGUNGEN
BEIM MENSCHEN

NIKOLAOS LOGOTHETIS

~~1984~~

1985

Diss
München

Aus dem Institut für Medizinische Psychologie der Universität München
Vorstand: Prof. Dr. Ernst Pöppel

**EXTRAFOVEALE AUGENFOLGEBEWEGUNGEN
BEIM MENSCHEN**

Dissertation
Zum Erwerb des Doktorgrades der Humanbiologie
an der Medizinischen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Nikolaos Logothetis

aus Athen
1984

Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität München

Berichterstatter:

Prof. Dr. E. Pöppel
Priv. Doz. Dr. W. Fries

Mitberichterstatter:

Mitbetreuung durch den
promovierten Mitarbeiter:

Dekan:

Prof. Dr. W. Spann

Tag der mündlichen Prüfung:

18.03.85

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit von November 1981 bis November 1984 am Institut für Medizinische Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München unter Betreuung von Herrn Prof. Dr. E. Pöppel und Priv. Doz. Dr. med. Wolfgang Fries angefertigt.

Vorstand des Instituts: Prof. Dr. Ernst Pöppel

Herrn Professor Dr. Ernst Pöppel möchte ich in ganz besonderer Weise danken, der mir alle Möglichkeiten zur Durchführung der Untersuchungen verschaffte und mich in jeder Hinsicht unterstützte. Herrn Priv. Doz. Dr. W. Fries danke ich besonders für die tatkräftige wissenschaftliche Unterstützung. Ebenso möchte ich mich bei allen Mitarbeitern des Instituts für Medizinische Psychologie bedanken, die mit vielen Ratschlägen und Geduld zum Gelingen der Arbeit beitrugen. Besonders danke ich Herrn Dr. Till Roenneberg, Dr. Ulla Ploog, Herrn Martin Hübner und Dr. Petra Stoerig, die mir halfen, die Tücken der deutschen (Fremd-) Sprache zu überwinden, und die mir immer mit Rat und Tat beiseite standen. Ohne die Mitarbeit und Hilfe der Werkstattmitarbeiter des Physiologischen Instituts wäre mir der Aufbau des Labors unmöglich gewesen. Frau Gabriele Weller danke ich besonders für die Einzelzeichnung der Graphiken und für die praktische Mithilfe beim Entstehen der Arbeit. Herrn Helmut Zucker danke ich für die unermüdliche Hilfe bei der Erstellung der Computer Programme und Herrn Werner Örtel für die Hilfe bei der Entwicklung der gesamten Elektronik.

Bei meinen Eltern möchte ich mich ganz herzlich bedanken für ihre Unterstützung im Verlauf meines Studiums und bei Dir, liebe Janna, für Deine moralische Hilfe beim Zustandekommen dieser Arbeit.

Diese Arbeit ist Janna und Run gewidmet.

Inhaltsverzeichnis

Seite

1	Einleitung	1
1.1	Die Funktion der Augenbewegungen	1
1.2	Reflektorische Augenbewegungen	3
1.3	Vergenzbewegungen	6
1.4	Mikrobewegungen	7
1.5	Sakkadische Augenbewegungen	9
1.6	Augenfolgebewegungen	11
1.6.1	Zeitliche Charakteristika der Augenfolgebewegungen	12
1.6.2	Der Stimulus für die Augenfolgebewegungen	16
1.6.3	Augenfolgebewegungen und die Fovea	19
1.7	Fragestellung	20
2	Methodik	23
2.1	Apparativer Aufbau	23
2.1.1	Reizapparatur	23
2.1.1.1	Funktionelle Eigenschaften der Stellvorrichtungen	27
2.1.1.2	Bestimmung des Ablenk winkels	31
2.1.2	Registriereinrichtung	32
2.1.2.1	Photoelektro-Okulographie	33
2.1.2.2	Kopfhalterung	40
2.1.3	Hilfsgeräte	40
2.2	Computer-Programme	43
2.3	Durchführung des Versuchs und Auswertung der Daten	45

3	Ergebnisse	47
3.1	Antwort des okulomotorischen Systems auf ein Sprungrampenbewegung des Lichtreizes: Häufigkeit der präsakkadischen Augenfolge- bewegungen	47
3.2	Latenz der präsakkadischen Augenfolge- bewegungen	51
3.3	Geschwindigkeit der präsakkadischen Augenbewegungen	58
3.4	Dauer der präsakkadischen Folgebewegungen	63
3.5	Postsakkadische Augenfolgebewegungen	63
3.6	Sprung-Rampen-Antwort bei wiederholtem, identischem Stimulus	73
3.7	Präsakkadische Folgebewegungen bei Fixation des Ausgangspunktes	76
4	Diskussion	79
4.1	Allgemeine Bemerkungen über die Sprung- rampenbewegung des Lichtreizes	79
4.2	Latenzverhalten des okulomotorischen Systems	80
4.3	Zentrale und periphere Retina bei den Folgebewegungen	86
4.4	Prädiktorverhalten des okulomotorischen Systems bei einer Sprungrampenbewegung	90
4.5	Foveale Folgebewegungen und optokinetischer Nystagmus	93
5	Zusammenfassung	95
	Literaturverzeichnis	97
	Verzeichnis der Abbildungen	109
	Verzeichnis der Tabellen	110

1. Einleitung

1.1 Die Funktion der Augenbewegungen

Augenbewegungen ermöglichen nicht nur, den Blick willkürlich auf bestimmte Ausschnitte der sichtbaren Umwelt zu richten, sie sichern auch, daß dieser Ausschnitt im zentralen Bereich der Netzhaut festgehalten wird, und zwar unabhängig von den eigenen Bewegungen des Organismus. Ein Squashspieler beispielsweise, der trotz der vielfältigen Kopf- und Körperbewegungen den Ball immer unter visueller Kontrolle halten muß, ist ein gutes Beispiel dafür, mit welcher Präzision diese Aufgabe vom okulomotorischen System gelöst werden kann. Mit dem Begriff "okulomotorisches System" faßt man die für die Nerven der Augenmuskeln verantwortlichen Kerne und ihre umgebenden Strukturen im Mittelhirn und Hirnstamm zusammen. Für die präzise Ausführung von Augenbewegungen sind aber auch weitere Strukturen des zentralen Nervensystems notwendig, wie etwa der Neocortex oder das Cerebellum. Das ausführende Organ, "die gemeinsame Endstrecke", dieses komplexen Systems stellt der Bulbus mit seinen sechs extraokulären Muskeln dar. Die Abb.1.1 zeigt den Bewegungsapparat des Auges und die Funktionsweise der extraokulären Muskeln.

Die Augenmuskeln arbeiten je nach Aufgabe in verschiedener Weise zusammen. Relativ zu den Kopfskoordinaten kann das Auge, das in der Orbita wie eine Kugel in einem Kugelgelenk liegt und daher einen verhältnismäßig hohen Freiheitsgrad hat, horizontale, vertikale oder rotatorische Bewegungen ausführen. Es hat sich gezeigt, daß man zwischen fünf verschiedenen Arten von Augenbewegungen unterscheiden muß, die entwicklungsgeschichtlich etwa in folgender Reihenfolge entstanden sein können:

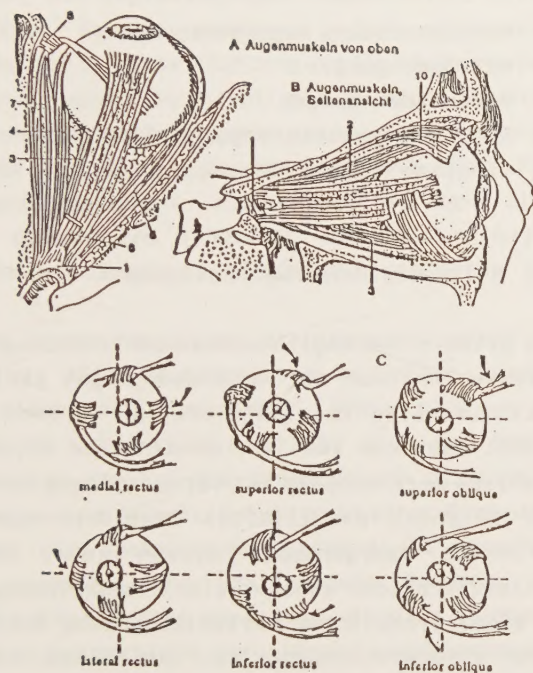


Abb. 1.1: A, B: Lage der äußeren Augenmuskeln und des Auges in der Orbita (schematisiert). AB1: Anulus tendineus communis, AB2: M. rectus superior, AB3: M. rectus inferior, A4: M. rectus medialis, AB5: M. rectus lateralis, A6: M.levator palpebrae superioris, A7: mm. Obliquus superior, A8: Trochlea, B9: M. obliquus inferior, B10: M. levator palpebrae superioris. (Taschenatlas der Anatomie, Kahle, Leonhardt und Platzer, 1979). C: Funktionsweise der Augenmuskeln (Moses, 1970)

Reflektorische Augenbewegungen
Mikrobewegungen
Vergenzbewegungen
Rasche Blickzielbewegungen (Sakkaden)
Langsame foveale Folgebewegungen

1.2 Reflektorische Augenbewegungen

Die primäre und möglicherweise entwicklungsgeschichtlich älteste Funktion der Augenbewegungen ist, ein ruhendes retinales Bild zu gewährleisten, während sich das Tier selbst oder das vom Tier beobachtete Objekt bewegt. Ein stabiles Netzhautbild ist Voraussetzung dafür, daß ein auf die Netzhaut projiziertes Bild mit hoher räumlicher Auflösung wahrgenommen werden kann. Bewegungen des retinalen Bildes während eines Wahrnehmungs-Aktes führen zu einer erheblichen Verschlechterung des Sehens. Selbst eine Bildverschiebung von nur einem Winkel-Grad pro Sekunde - ein Lichtpunkt mit dieser Geschwindigkeit würde 3 Minuten brauchen, um einmal quer über die Netzhaut zu wandern - führt zu einer Verschlechterung der Auflösung, die der von drei Dioptrien Kurzsichtigkeit entspricht (Robson, 1966; Green und Campbell, 1965).

Um Stabilität des Netzhautbildes zu gewährleisten, sind zwei Arten von reflektorischen Augenbewegungen notwendig, nämlich die, welche die Eigenbewegung des Organismus, und jene, welche die Bewegung des visuellen Objektes kompensieren. Alle Tiere, die bewegliche Augen besitzen, verfügen über diese beiden reflektorischen Augenbewegungen, und bei niederen Tieren haben die Augenbewegungen vermutlich nur die Aufgabe, für die Stabilität des Netzhautbildes zu sorgen (Walls, 1942, 1962).

Augenbewegungen, die Kopfbewegungen kompensieren, werden vom vestibulären System gesteuert. Bei anhaltenden vestibulären Reizen in einer Richtung werden die Augen beim wachen Menschen, wenn sie nicht willkürlich in einer Endstellung gehalten werden, durch rasche Ruckbewegungen (unwillkürliche Sakkaden) in den Bereich der Primärposition zurückgebracht. Man beobachtet dann einen Rhythmus aus abwechselnd langsamen und raschen Augenbewegungen, den sogenannten vestibulären Nystagmus.

Reflektorische Augenbewegungen, die kompensatorisch von Bewegungen eines Umweltausschnittes ausgelöst werden, sind optokinetische Augenbewegungen. Sie werden von der gleichmäßigen Verlagerung des Bildes auf die Retina ausgelöst. Ähnlich wie bei der vestibulären Stimulation verursacht eine andauernde Stimulation in einer Richtung - in diesem Fall eine anhaltende Bewegung des visuellen Umfeldes - ebenfalls eine nystagmische Sequenz, den sogenannten optokinetischen Nystagmus. Bereits Helmholtz (1862) hat die optokinetisch ausgelösten Augenbewegungen beschrieben, die beim Blick aus dem Fenster eines fahrenden Zuges auftreten, und Bárány (1908) nannte sie deshalb "Eisenbahn-Nystagmus". In beiden Fällen, also beim vestibulären und beim optokinetischen Nystagmus, handelt es sich um einen Wechsel von Folgebewegungen, der langsamen Phase, und Blickzielbewegungen oder Sakkaden, der raschen Phase. In Abb. 1.2 ist ein Beispiel von jeder Nystagmusart bei einer Versuchsperson gezeigt.

Ein Vorteil der vestibulären gegenüber der visuellen Stabilisierung liegt in ihrer größeren Schnelligkeit. Periodische z.B. sinusförmige Bewegungen des Kopfes werden durch die vestibulär ausgelösten Augenbewegungen mit einer nur kleinen Verspätung ausgeglichen (Skavenski und Robinson, 1973a; Keller, 1978). Eine ähnliche, aber wesentlich größere Phasenverzögerung kommt bei den

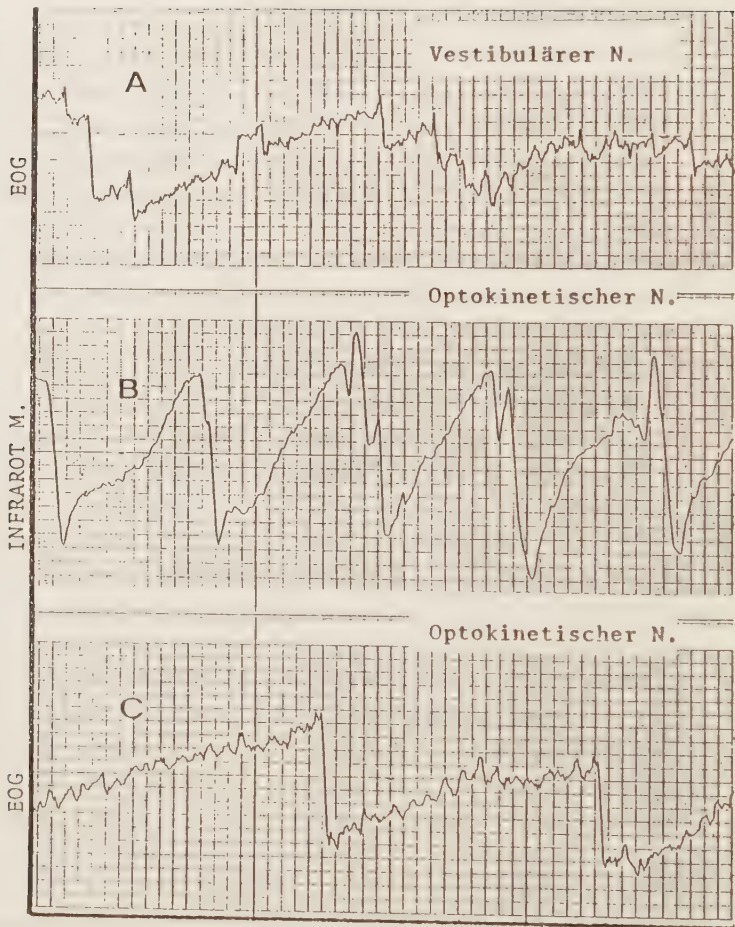


Abb. 1.2: Aufzeichnung des vestibulären (A) und optokinetischen (B, C) Nystagmus. In A und C sind Aufzeichnungen gezeigt, die mit Hilfe der Elektro-Okulographie gewonnen wurden. Die Aufzeichnung in B wurde mit Hilfe eines Infrarot-Heßsystems gewonnen.

optokinetischen Bewegungen vor, die auf die lange "Totzeit" von der Retina bis zur Augenmuskulatur zurückzuführen ist (Monnier, 1952; Sünderhauf, 1960). Diese Phasenverzögerung wird allerdings erheblich reduziert, sobald die Reizbewegung antizipiert werden kann (Dallos und Jones, 1963; Stark et al. 1962; Yasui und Young, 1984).

Ebenfalls reflektorischen Charakter haben die vestibulär ausgelösten rotierenden Augenbewegungen, auch Torsionsbewegungen genannt. Dabei handelt es sich um Drehbewegungen in der fronto-parallelen Ebene. Während diese beim Menschen auf etwa 10 Grad beschränkt sind (Miller, 1962), vermag offenbar das Kaninchen bei jeder Kopfposition bis etwa 70° die Augen in der Vertikalen zu halten (Kleijn, 1921b).

1.3 Vergenzbewegungen

Wenn ein fixiertes Objekt seine Distanz zum Beobachter ändert, bewegen sich beide Augen näherungsweise spiegelbildlich, nämlich konvergierend beim Näherkommen oder divergierend beim Sich-Entfernen des Objekts. Diese als Vergenzbewegungen bezeichneten Augenbewegungen ermöglichen die Fusion der Netzhautbilder, indem sie die Foveae beider Augen auf das Blickziel einstellen. Beim Auftauchen eines neuen Sehreizes beobachtet man bei den Vergenz-Bewegungen die kürzeste Latenz; sie sind dann aber viel langsamer als die gleichsinnigen Augenbewegungen, wie etwa die Sakkaden. Die Geschwindigkeit einer Konvergenzbewegung hängt von der binokulären Reizdisparität ab. Sie beträgt ungefähr 10°/sec pro Grad Disparität (Rashbass und Westheimer, 1961).

1.4 Mikrobewegungen

Beim Fixieren eines stationären Objektes führt ein Beobachter kleine Augenbewegungen von wenigen Winkelminuten Amplitude aus, die sich beim Menschen in drei unterschiedliche Komponenten unterteilen: Tremor, Drift und Mikrosakkaden (Siehe Abb. 1.4).

Diese Mikrobewegungen verlagern die Blicklinie unaufhörlich auf eine unregelmäßige Weise, sodaß das Bild des zu fixierenden Objektes über mehrere Netzhautrezeptoren wandert. Auch die "beste" Fixation ist von einem Tremor der Augen überlagert, dessen Amplitude 20 - 40 Bogensekunden beträgt (Yarbus, 1967), und dessen Frequenzkomponenten zwischen 10 und 150 Hz liegen (Fender and Nye, 1961; Bengt and Thomas, 1968b; Findlay, 1971; St. Cyr, 1973). Während längerer Fixationsperioden, die beispielsweise 2 sec dauern kommt es zu langsamen, oft nicht koordinierten Verschiebungen des Fixationspunktes von etwa 1 Bogenminute Amplitude (Ditchburn, 1973), die als Drift bezeichnet werden. Driftbewegungen können durch Mikrosakkaden unterbrochen werden, die - wie eine normale Sakkaden - das Sehziel ins Zentrum der Fovea bringen. Die kleinsten Mikrosakkaden betragen 1-2' (Nachmias, 1961). Stellt man mit Hilfe optischer Systeme ein stationäres Netzhautbild her, so daß die Mikrobewegungen nicht mehr zu einer Bildverlagerung führen können, dann ist das fixierte Objekt nach wenigen Sekunden nicht mehr sichtbar. Dieses Verschwinden hat seinen Grund möglicherweise in der lokalen Adaptation der Rezeptoren (Ditchburn and Ginsborg, 1953; Riggs, Rattliff, Cornsweet and Cornsweet, 1953). Es wird daher postuliert, daß sich die Mikrobewegungen entwickelt haben, um solche Adaptationserscheinungen zu verhindern.



Abb. 1.3: Die Verheijense Demonstration der Augenmikrobewegungen. Der Leser fixiert etwa 20 sec den weißen größeren Punkt (Zur Erzeugung eines Nachbildes) und anschließend den kleinen zentralen schwarzen Punkt. Ständige kleine Verschiebungen des Nachbildes gegenüber dem Bild selbst werden von den Augenmikrobewegungen hervorgerufen (Verheijen, 1961)

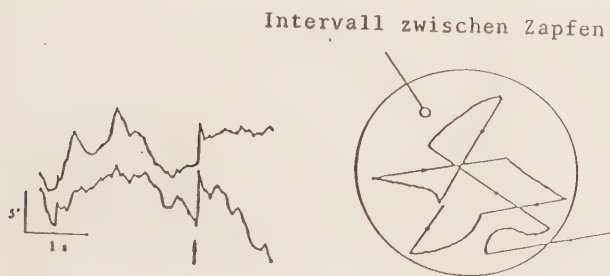


Abb. 1.4: Binokulare Registrierung der Augenmikrobewegungen. Der Tremor ist der Anteil der Bewegungen, der die kleinste Amplitude und die höchste Frequenz hat; die verhältnismäßig langsamen und größeren Bewegungen sind die Driftbewegungen, und die mit dem Pfeil gekennzeichneten Bewegungen sind die Mikrosakkaden. Man sieht, daß die Driftbewegungen oft dissoziiert sind, während die Mikrosakkaden wie die meisten großen Augenbewegungen konjugierte Bewegungen sind (Varbus, 1967).

Entgegen einer solchen teleologischen Ansicht wird jedoch auch vermutet, daß die Mikro-Bewegungen ein unvermeidliches Rauschen des okulomotorischen Systems darstellen, das aufgrund seiner Eigenschaft, Adaptation zu verhindern, für das System von Vorteil ist (Attneave, 1954; Barlow, 1959). Durch die Abb. 1.3 kann der Leser seine eigenen Mikrobewegungen beim Fixieren beobachten.

1.5 Sakkadische Augenbewegungen

Die Sakkaden sind rasche ruckartige Augenbewegungen, die ein neues Sehobjekt in den Bereich des schärfsten Sehens, also die Fovea oder Area centralis bringen. Wie schon erwähnt, nennt man die raschen Phasen des Nystagmus auch Sakkaden. Bei einem Tier mit Panoramasehen, das keine Fovea besitzt, wie dem Kaninchen, läuft die schnelle Phase des Nystagmus ohne genaue visuelle Steuerung ab; das gleiche gilt für die raschen Phasen des vestibulären Nystagmus beim Menschen im Dunkeln oder mit geschlossenen Augen. Dagegen zielen die visuell gesteuerten Sakkaden, auf die hier kurz hingewiesen wird, präzise auf visuelle Objekte. Sie können unwillkürlich auf Grund eines im Gesichtsfeld neu auftauchenden Objektes oder willkürlich zum Abtasten komplexer Strukturen ausgelöst werden. Die willkürliche Sakkade ist im übrigen die einzige willkürliche Augenbewegung, derer wir fähig sind.

Die Sakkade wird als eine ballistische Bewegung betrachtet (Westheimer, 1954b). Damit ist gemeint, daß die Größe einer Sakkade vor ihrem Beginn festgelegt wird. Einmal gestartet, kann eine Sakkade nicht mehr geändert werden. Eine kontinuierliche visuelle Regelung der Sakkade ist somit unmöglich. Die kürzesten Sakkaden dauern etwa 20 msec, also etwa 10 msec weniger als die Transduktionszeit in der Retina (Monnier, 1952).

Die Sakkade hat die größte Latenz, etwa 200-250 msec (Rashbass, 1961; Robinson, 1964), ist dagegen aber die schnellste aller Augenbewegungen. Die Maximalgeschwindigkeit großer Sakkaden beträgt beim Menschen über $500^\circ/\text{sec}$. Die Geschwindigkeit einer Sakkade hängt von ihrer Amplitude ab, und sie unterliegt nicht der willkürlichen Kontrolle. Abb. 1.5 zeigt den zeitlichen Ablauf einiger horizontaler Sakkaden beim Menschen.

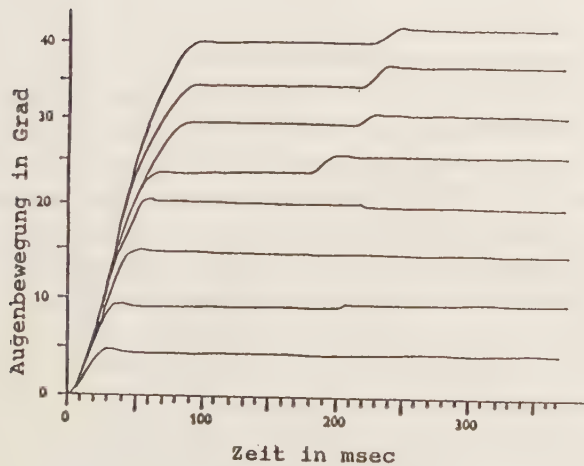


Abb.1.5: Horizontale Sakkadische Augenbewegungen unterschiedlicher Amplitude beim Menschen (nach Robinson, 1964)

Bei weiter in der Peripherie liegenden Sehobjekten wird das Blickziel meist nicht genau mit einer einzigen Sakkade erreicht, sondern eine Primär-Sakkade fällt meistens zu kurz aus; der verbleibende "Restfehler" wird durch eine oder manchmal mehrere Korrektur-Sakkaden ausgeglichen.

Frost und Pöppel (1976) schlugen vor, daß Sakkaden auf Blickziele jenseits einer Reiz-Exzentrizität von etwa 10 bis 15 Grad unterschiedlich programmiert werden. Man könnte zunächst annehmen, daß bei gleicher Programmierung von kleinen und großen Sakkaden, Korrektursakkaden von einem eventuellen Restfehler selbst ausgelöst werden. Dafür hat jedoch die Korrektursakkade - vom Ende der Hauptsakkade aus gemessen - eine zu kleine Latenz. Darüber hinaus werden nach großen Sakkaden Korrektursakkaden beobachtet, die im völlig Dunkeln ohne visuelle Information ausgeführt werden (Becker und Fuchs, 1969). Ähnlich verhält es sich auch, wenn das Sehziel vor dem Beginn der Sakkade ausgeblendet wird (Frost und Pöppel, (1976). Deshalb muß man annehmen, daß in der Tat unterschiedliche neuronale Programme vorliegen für das Erreichen peri-fovealer gegenüber Blickzielen, die in der weiten Peripherie liegen.

1.6 Die Augenfolgebewegungen

Das Ziel von Augenfolgebewegungen ist, ein sich bewegendes visuelles Objekt, das die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat, in der Fovea festzuhalten, nachdem es zunächst durch eine Sakkade in die Fovea gebracht wurde. Die vorwiegend unwillkürlichen nystagmischen Augenbewegungen, auf die vorher hingewiesen wurde, treten, wie erwähnt, bei allen Tieren auf, also den foveaten und den nicht-foveaten. Menschen und andere foveate Tiere haben zusätzlich die Fähigkeit, willentlich bewegte Objekte zu fixieren, an

denen sie interessiert sind. Da durch das Verfolgen eines sich vor einem meist komplexen Hintergrund bewegenden Gegenstandes eine Verschiebung des Hintergrundbildes über die Retina zustandekommt, wobei die Verschiebung ein "Bewegungssignal" für das okulomotorische System ist, handelt es sich bei den Augenfolgebewegungen vor allem um die Fähigkeit, von verschiedenen Bewegungssignalen das jeweils "interessanteste" auszuwählen.

Ohne ein Bewegungssignal ist üblicherweise eine Person nicht imstande, kontinuierlich gleitende Augenbewegungen über einen strukturierten Hintergrund auszuführen. Solche Bewegungen wären auch wenig sinnvoll, denn sie würden ja die Qualität des retinalen Bildes verschlechtern (siehe Kap. 1.2). Westheimer und Conover (1954) und Steinbach (1968) zeigten jedoch, daß einige Versuchspersonen imstande sind, Augenfolgebewegungen auch ohne einen sich bewegenden Stimulus auszuführen. Darüber hinaus können Augenfolgebewegungen als Antwort auf eine Bewegung eines nicht-visuellen Reizes, etwa einer sich bewegenden Tonquelle ausgelöst werden (siehe auch Kap. 1.6.2). Solche Fähigkeiten gehen weit über das Niveau eines optomotorischen Reflexes hinaus und weisen darauf hin, daß es sich bei den Augenfolgebewegungen um ein besonders flexibles System handelt. Dieses System kann von verschiedenartigen Stimuli gesteuert und von vielen verschiedenen Ebenen des Gehirns aus kontrolliert werden.

1.6.1 Zeitliche Charakteristika der Augenfolgebewegungen

Das System der Augenfolgebewegungen weist in seiner Gesamtheit die typischen Eigenschaften eines Regelsystems mit eingebauter negativer Rückkoppelung auf. Die visuellen Rezeptoren, die den Eingang des Systems darstellen, bewegen sich mit dem Auge zusammen; so können sie keine

absolute Position oder die Geschwindigkeit des Sehobjektes signalisieren, sondern eher dessen Position oder Geschwindigkeit bezüglich des Auges selbst messen. Infolgedessen stellt das Signal der visuellen Rezeptoren ein "Irrtum"- oder "Error"-Signal dar, das dem okulomotorischen System mitteilt, wie gut es die Sehobjektbewegungen kompensiert.

Es wurden bisher mehrere regeltechnische Modelle entwickelt, die das Zeitverhalten dieses Systems zu beschreiben versuchten (Sünderhauf, 1960; Fender und Nye, 1961; Dallos und Jones, 1963). Bei diesen systemtheoretischen Untersuchungen wurde eine Eckfrequenz (Cutoff - 3dB) für das System gefunden, die 1 bis 1.5 Hz beträgt. Die Phasenverschiebung bei dieser Frequenz ist dennoch nur etwa 10 Grad, obwohl die Verstärkung (Gain) des Systems mit einer Rate von 60 dB pro Dekade abzunehmen beginnt. Solch ein System hat eine Phasenverschiebung, die kleiner ist als bei einem Minimalphasensystem, und es scheint über Antizipationsmöglichkeiten zu verfügen. Dallos und Jones (1963) haben einen direkten Zusammenhang gefunden zwischen der Phasenverspätung des Auges und der Prädiktivität der Stimulusbewegung im Bereich von 0.3 bis 12 Hz. Es ist allerdings nicht überraschend, daß solch ein komplexes und adaptives System, wie es der Mensch darstellt, periodische Bewegungen antizipieren kann. Singen oder Tanzen sind zwei einfache Beispiele einer prädiktiven Verhaltensweise des Menschen. Das Ausschalten der Prädiktivität durch komplizierte Bewegungsformen (Stark et al. 1962; Dallos und Jones, 1963) ändert auch das Zeitverhalten der Augenfolgebewegungen.

Der zeitliche Verlauf einer Folgebewegung läßt sich gut durch sogenannte Rampenbewegungen untersuchen. Wenn ein betrachtetes ruhendes Objekt sich plötzlich mit konstanter Geschwindigkeit zu bewegen beginnt, führt das Auge nach einer Reaktionszeit von etwa 130 msec auf diese Rampen-

bewegung eine langsame gleitende Bewegung aus (Robinson, 1965). Die Reaktionszeit wird größer, wenn der Kontrast des bewegten Gegenstandes kleiner wird (Haegerstrom-Rotnoy und Brown, 1979). Änderungen der Geschwindigkeit des Objektes innerhalb der ersten 90 msec der Latenzperiode können von dem Folgebewegungssystem noch berücksichtigt werden (Barmaack, 1970). Das bedeutet, daß das Folgebewegungssystem, im Gegensatz zum sakkadischen System, bis etwa 30-40 msec vor dem Beginn einer Bewegung noch visuelle Information verwerten kann. Robinson (1965) zeigte, daß eine Vp auf zwei Änderungen der Geschwindigkeit des Lichtreizes, die in einem Zeitintervall von 75 msec erfolgen, mit zwei Geschwindigkeitsänderungen des Auges reagiert, die wiederum 75 msec voneinander getrennt sind. Daraus ist zu folgern, daß das Folgesystem, im Gegensatz zum sakkadischen System, ein kontinuierliches Regelsystem ist.

Nach dem Beginn einer Bewegung wird das Auge für 100 msec oder auch länger, das heißt entsprechend der Objektgeschwindigkeit beschleunigt (siehe Abb. 1.6); im Anschluß daran erfolgt eine Sakkade, die den Vorsprung des sich bewegenden Objektes einholt. Es wurden Augenfolgebewegungen registriert, die von einer Bewegung des Reizpunktes von 5 Bogenminuten pro Sekunde ausgelöst wurden, während Mack und Mitarbeiter (1979) und Murphy und Mitarbeiter (1975) sogar Augenfolgebewegungen ableiten konnten, die von einer unterschwelligen Geschwindigkeit des Reizpunktes ($11'/\text{sec}$) ausgelöst wurden. Die Zunahme der Geschwindigkeit des Sehobjektes führt zu einer Erhöhung der Augengeschwindigkeit. Bei Geschwindigkeiten von etwa 30 Grad/sec werden Augenfolgebewegungen häufiger durch Sakkaden unterbrochen, und bei Geschwindigkeiten von mehr als $40^\circ/\text{sec}$ wird das Objekt fast ausschließlich durch eine Reihe von Sakkaden verfolgt.

Genau genommen setzt sich das Augenfolgebewegungs-System aus zwei Untersystemen zusammen, nämlich das "zeitdiskrete" sakkadische System, und das kontinuierlich gesteuerte System, das durch "reine" gleitende Augenbewegungen gekennzeichnet ist. Es ist unmöglich, eine Lichtreizbewegung länger als einige Sekunden durch eine "reine" Folgebewegung zu verfolgen. Selbst bei kleinen Geschwindigkeiten wird die gleitende Folgebewegung häufig von Sakkaden unterbrochen, die in die Richtung der Bewegungen des Lichtreizes, aber auch in der Gegenrichtung ausgeführt werden können (Hackeben et al. 1980).

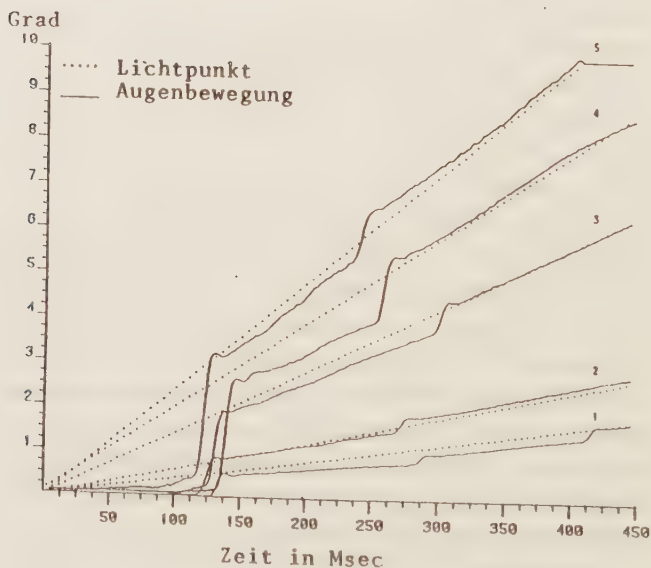


Abb. 1.6: Augenfolgebewegungen, die von einer Rampenbewegung des Sehobjektes ausgelöst sind. Geschwindigkeit des Objektes: 1- 2°/sec, 2- 3°/sec, 3- 5°/sec, 4- 7°/sec, 5- 8°/sec. Am Anfang der Bewegung sieht man die Beschleunigungsphase. Danach folgt meist eine Sakkade, die dem Vorsprung des Objektes identisch ist.

1.6.2 Der Stimulus für die Augenfolgebewegungen

Unter Sprung-Rampen-Reizbewegung (Step-ramp-stimulus) wird eine Bewegungsart verstanden, bei der das Zielobjekt - oft ein heller Lichtpunkt - zur Peripherie hin springt und anschließend eine langsame Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit beginnt. Rashbass (1961) hat dadurch versucht, den relevanten Stimulus für die Folgebewegungen zu finden, indem er einen Richtungs-Konflikt zwischen der langsamen Bewegung und der des Sprunges herstellte. In seinem Experiment initiiert das Augenfolgesystem, das eine kürzere Latenz als das sakkadische System hat, eine kleine Folgebewegung in die Bewegungsrichtung, und die erst später erfolgende Aktivierung des sakkadischen Systems bringt das Bild des Lichtpunktes durch einen Ruck dann in die Fovea. So löst also die Verschiebung des retinalen Bildes erst eine Folgebewegung aus, obwohl diese Bewegung den Lichtpunkt garnicht in die Fovea bringen kann.

Rashbass (1961) nahm an, eine gleitende Augenbewegung könne ausschließlich durch Wanderung von Konturen über die Netzhautrezeptoren ausgelöst werden. Geschwindigkeit und Richtung der Bildwanderung über die Retina seien die bestimmenden Reize für die gleitende Augenbewegung. Mit dieser Vorstellung kann der Beginn einer solchen Bewegung erklärt werden: Wird ein in der Blicklinie liegender Gegenstand plötzlich in eine gleichförmige Bewegung versetzt, wandert sein Bild zunächst eine betimnte Strecke über die Netzhaut, bevor die Augen mit einer Folgebewegung reagieren.

Welcher retinale Reiz läßt die Augen aber weitergleiten, wenn sich ihre Winkelgeschwindigkeit der Objektbewegung angepaßt hat, und das Bild auf der Netzhaut dadurch zur Ruhe gekommen ist? Nach Rashbass (1961) müßte man annehmen, die

Gleitbewegung werde nur dann wieder durch Wanderung des Netzhautbildes stimuliert, wenn sich die Winkelgeschwindigkeit der Augen verringert, und die Blicklinie dadurch allmählich hinter dem führenden Gegenstand zurückbleibt. Ein Vorsprung des Fixationsobjektes könne niemals durch beschleunigtes Gleiten überwunden werden, da durch die Richtung der dann einsetzenden Bildverschiebung in den Netzhautrezeptoren ein Reiz entstehen würde, der eine gegenläufige Gleitbewegung auslösen bzw. die erwünschte Geschwindigkeitskorrektur des Auges bremsen müßte.

Daraus ergibt sich, daß nach der Hypothese von Rashbass durch Regelung der gleitenden Augenbewegung nur die Geschwindigkeit des Augapfels dem führenden Objekt angepaßt werden kann, während eine beim Verfolgen bewegter Gegenstände auftretende exzentrische Lage des Retinabildes durch eine Sakkade korrigiert werden muß.

Diese Vorstellung stimmt jedoch nicht mit den Messungen von Robinson (1965) überein, der feststellte, daß sich die Blicklinie einem gleichförmig bewegten Objekt ganz allmählich nähern kann. In der ersten Abbildung des zitierten Aufsatzes erkennt man, daß ein Vorsprung der Zielmarke von 0.7° durch beschleunigte Gleitbewegung und nicht durch einen Ruck überwunden wird. Die Ansicht, das Folgesystem der Augen versuche die retinale Verschiebung unabhängig von der Bildposition bezüglich der retinalen Koordinaten auszugleichen, kann durchaus für die afoveaten Tiere zutreffen. Ein solches Signal könnte beispielsweise den optokinetischen Nystagmus auslösen. Es wäre dennoch eine Simplifizierung, den gleichen Stimulus für die "willentlichen" fovealen Augenfolgebewegungen anzunehmen (Howard, 1982; Carpenter, 1977).

Folgebewegungen werden auch ausgeführt als Antwort auf eine Scheinbewegung (Stoper, 1967; Lamontagne, 1973; Behrens und Grüsser, 1982) oder auf eine induzierte

Bewegung (Wyatt und Pola, 1979). Westheimer und Conover (1954) wie auch Steinbach (1968) registrierten Folgebewegungen, die bei Abwesenheit eines sich bewegenden Objektes ausgeführt wurden.

Einige Versuchspersonen können auch in absoluter Finsternis Augenfolgebewegungen durchführen, indem sie etwa versuchen, der Bewegung der eigenen Hand zu folgen. Ich habe dies selbst bei manchen meiner Versuchspersonen beobachten können. Dies weist auf einen Zugang des okulomotorischen Systems zu propriozeptiver Information oder einer Reafferenzkopie hin (Steinbach, 1969; Gauthier und Hofferer, 1976).

Pola und Wyatt (1980) berichten, daß Folgebewegungen von einem Lichtreiz ausgelöst werden können, dessen Bild in der Fovea hin und her springt. Die Frequenz des sprungauslösenden Signals wird dabei so ausgewählt, daß keine Scheinbewegung entsteht. Die gleichen Autoren finden darüberhinaus, daß in einem Bereich von 0.25 bis 3 Grad Durchmesser die Geschwindigkeit der so ausgelösten Folgebewegung eine lineare Funktion der Sprungamplitude ist. Kommerell und Klein (1971) fanden ausgeprägte Gleitbewegungen beim Versuch der Vp, ein exzentrisches Nachbild anzublicken und stellten fest, daß allein die parafoveale Abbildung genügt, um eine Gleitbewegung hervorzurufen. Childress (1967) zeigte, daß die retinale Bildwanderung alleine kein ausreichender Stimulus ist, Augenfolgebewegungen auszulösen. Indem er das Auge von einer Exzentritätsstellung mechanisch wieder in die mittlere Position brachte, bewegte sich das Bild eines Fixationspunktes langsam über die Retina, ohne daß es korrigierende Folgebewegungen induzierte.

Augenfolgebewegungen können auch vestibulär ausgelöst werden, die synergetisch oder antagonistisch zu den

visuell ausgelöst wirken. Schließlich können Augenfolgebewegungen von sich bewegenden akustischen Reizen gesteuert werden (Fiebig, Schäfer und Süß, 1982).

Zusammenfassend läßt sich daher feststellen, daß Augenfolgebewegungen von einem System initiiert werden, das Informationen aus verschiedenen Quellen integriert, um eine retinale Bildwanderung beziehungsweise einen "offset" eines Bildes, das von visuellem Interesse ist, möglichst gering zu halten.

1.6.3 Augenfolgebewegungen und die Fovea

Die Tatsache, daß "willkürliche" Augenfolgebewegungen erst bei den foveaten Tieren auftreten, läßt die Auslösung und Kontrolle dieser Bewegungen als einen Vorgang betrachten, der hauptsächlich in der zentralen retinalen Region vorkommt, das heißt also der Fovea oder der Area centralis. Auch die "reflektorische" langsame Phase des optokinetischen Nystagmus scheint bei zentraler Stimulation anders kontrolliert zu sein, als bei peripherer Stimulation.

Hood (1967) nahm an, daß der von den sich in der Peripherie bewegenden Stimuli ausgelöste optokinetische Nystagmus durch einen "unwillkürlichen" Geschwindigkeits- Ausgleichs- Mechanismus geregelt wird, während der Nystagmus, der zentral initiiert wird, von einem "willkürlichen" Mechanismus kontrolliert wird, der das interessante Objekt in der Fovea beizubehalten versucht. Hood berichtete auch, daß eine Änderung in der Bewegungsrichtung eines "Ganzfeld"-Stimulus den Verlauf der langsamen Phase des OKN durch eine Sakkade unterbricht. Dies legt nahe, daß der Ganzfeld-Nystagmus vorwiegend von einem "Fovealisierungs"- Mechanismus kontrolliert wird. Andererseits,

wenn sich der OKN-Stimulus auf das periphere Gesichtsfeld beschränkt, werden Richtungsänderungen der Stimulusbewegung durch Änderungen in der Bewegungsrichtung der langsamen OKN-Phase ausgeglichen. Letztes weist darauf hin, daß der von der Peripherie getriebene OKN vorwiegend von einem "Geschwindigkeitsausgleichs"-Mechanismus geregelt wird. Der gleiche Autor berichtet weiter, daß dieser "Geschwindigkeitsausgleichs"-Mechanismus besonders ausgeprägt ist bei Patienten mit einem zentralen Skotom. Der periphere reflektorische Mechanismus ist wesentlich schneller als der zentrale, der Geschwindigkeiten bis zu 40 Grad/sec erreichen kann. Patienten mit zentralem Skotom weisen OKN-Phasengeschwindigkeiten bis zu 90 Grad/sec auf.

Dubois und Collewijn (1979) ist es jedoch nicht gelungen, diese Befunde zu bestätigen, und Körner und Schiller (1972); Cheng und Outerbridge (1975); Dubois und Collewijn (1979) fanden, daß die Geschwindigkeit der langsamen Phase des OKNs sogar kleiner wird, wenn das zentrale Gesichtsfeld abgedeckt wird und dadurch ein künstliches Skotom hergestellt wird.

1.7 Fragestellung

Es ist noch nicht geklärt, wie und bis zu welchem Maß sich die beiden "Geschwindigkeitsausgleichs" - und "Fovealisierungs" - Mechanismen zur Ausführung von Augenfolgebewegungen beteiligen. Es bleibt vor allem offen, bis zu welcher Exzentrizität die retinale Area reicht, die für das foveale Folgen der Augen, im Sinn einer Folgebewegung, die von einem kleinen Sehobjekt ausgelöst wird, zuständig ist, und innerhalb der die Information der Objektgeschwindigkeit dem Folgebewegungssystem zur Verfügung steht. Es wird ein zentraler retinaler Bereich als Folgebewegungszone (Pursuit-Zone) postuliert, der für

das foveale Folgen eines Objektes eine besondere Spezialisierung aufweist. Innerhalb dieser Zone können Augenfolgebewegungen auch von reinen "Positionsfehlern", nämlich Abweichungen des Bildes des Sehobjektes von der zentralen Fovea ausgelöst werden.

Young und Stark (1963 a,b) nahmen an, daß erst ein Abstand des retinalen Bildes von der Fovea centralis von mehr als 0.2 Grad ein ausreichender Stimulus für eine Sakkade ist. Rashbass (1961) andererseits fand, daß eine Exzentrizität von mindestens 0.5 Grad erforderlich ist, um eine Rückbewegung hervorzurufen. Detaillierte Untersuchungen von Eckmiller und Mackeben (1978) haben ergeben, daß während glatter Augenfolgebewegungen Positionsfehler von mehr als ± 1.5 Grad eine Sakkade auslösen, während kleine Abweichungen durch die glatten Augenbewegungen selbst kompensiert werden können. Aus verschiedenen psychophysischen Beobachtungen geht hervor, daß eine Region von 5-6 Grad Durchmesser in der zentralen Retina eine Spezialisierung in der Informationsverarbeitung aufweist, die für das "Pursuit-System" wichtig ist (Kommerell und Klein, 1971; Cheng und Outerbridge, 1975; Pucket und Steinmann, 1969). Ferner wird die Information über die relative Geschwindigkeit eines Objektes normalerweise von der zentralen Retina erhalten. Wenn jedoch die Blicklinie auf ein sich in der Peripherie des Gesichtsfeldes bewegendes Objekt gerichtet wird, kann die vor der Blickänderung von der Peripherie eintretende Geschwindigkeitsinformation für die Einstellung der postsakkadischen Bewegung des Auges verwendet werden (Atkin, 1964, 1969).

Ausgehend von diesen Befunden wird in der vorliegenden Arbeit versucht, die Größe dieser Folgebewegungszone zu definieren. Genauer wird zu untersuchen beabsichtigt:

a) Bis zu welcher Exzentrizität kann ein kleines Sehobjekt, beispielsweise ein heller Lichtpunkt von 0.25 Grad Durchmesser, der sich in der Peripherie zu bewegen beginnt, eine Folgebewegung auslösen, bevor eine Sakkade das retinale Bild des Lichtpunktes in die Fovea bringt, und welche Veränderungen beobachtet man bei den verschiedenen Folgebewegungsvariablen, wie beispielsweise Latenz und Geschwindigkeit, bei einer exzentrisch ausgelösten Folgebewegung?

b) Bis zu welcher Exzentrizität kann das Folgebewegungssystem die Bewegungsinformation eines in der Peripherie bewegten Stimulus verwerten, um die sich der Sakkade anschließende postsakkadische Folgebewegung in ihrer Geschwindigkeit einzustellen, und beobachtet man hier systematischen Veränderungen der verschiedenen okulomotorischen Variablen?

Zu diesem Zweck wurde als Reizbewegung die Sprung-Rampen-Bewegung (siehe Kap. 1.6.2) verwendet, und es wurde zu bestimmen versucht, bis zu welcher Amplitude des Sprunges prä-sakkadischen Folgebewegungen noch auftreten und bis zu welcher Sprungamplitude die postsakkadische Bewegung in ihrer Geschwindigkeit von der prä-sakkadischen Geschwindigkeitsinformation eingestellt werden kann.

2. Methodik

2.1 Apparativer Aufbau

Zur Durchführung der Experimente wurde ein Okulomotorik-Labor aufgebaut. Die Verschaltung der Apparatur zeigt das Blockdiagramm in Abb. 2.1. In Abb. 2.2 ist zur Veranschaulichung eine Gesamtansicht der verwendeten Apparaturen zu sehen.

Die Einrichtung des Labors kann in drei Einheiten unterteilt werden:

1. Reizapparatur
2. Registriereinrichtung
3. Geräte zur Steuerung der Experimente durch einen Prozessrechner und Hilfsgeräte

Diese drei Einheiten werden im folgenden näher beschrieben:

2.1.1 Reizapparatur

Optische Reize, wie sie zur Auslösung von zu untersuchenden okulomotorischen Vorgänge benötigt werden, können entweder elektronisch erzeugt und gesteuert werden, (beispielsweise mit Hilfe eines Oszilloskopes) oder sie können mit einer konventionellen Lichtquelle erzeugt und über einen drehbaren Ablenkspiegel bewegt werden.

Für den hier beschriebenen Aufbau wurde die zweite Möglichkeit gewählt. Sie bietet die Vorteile einer natürlichen Reizdarbietung mit höherer Leuchtdichte, großer Bildfläche und absoluter Flimmerfreiheit. Nachteile ergeben sich durch die Trägheit und Hysterese der mechanischen und magnetischen Stellglieder.

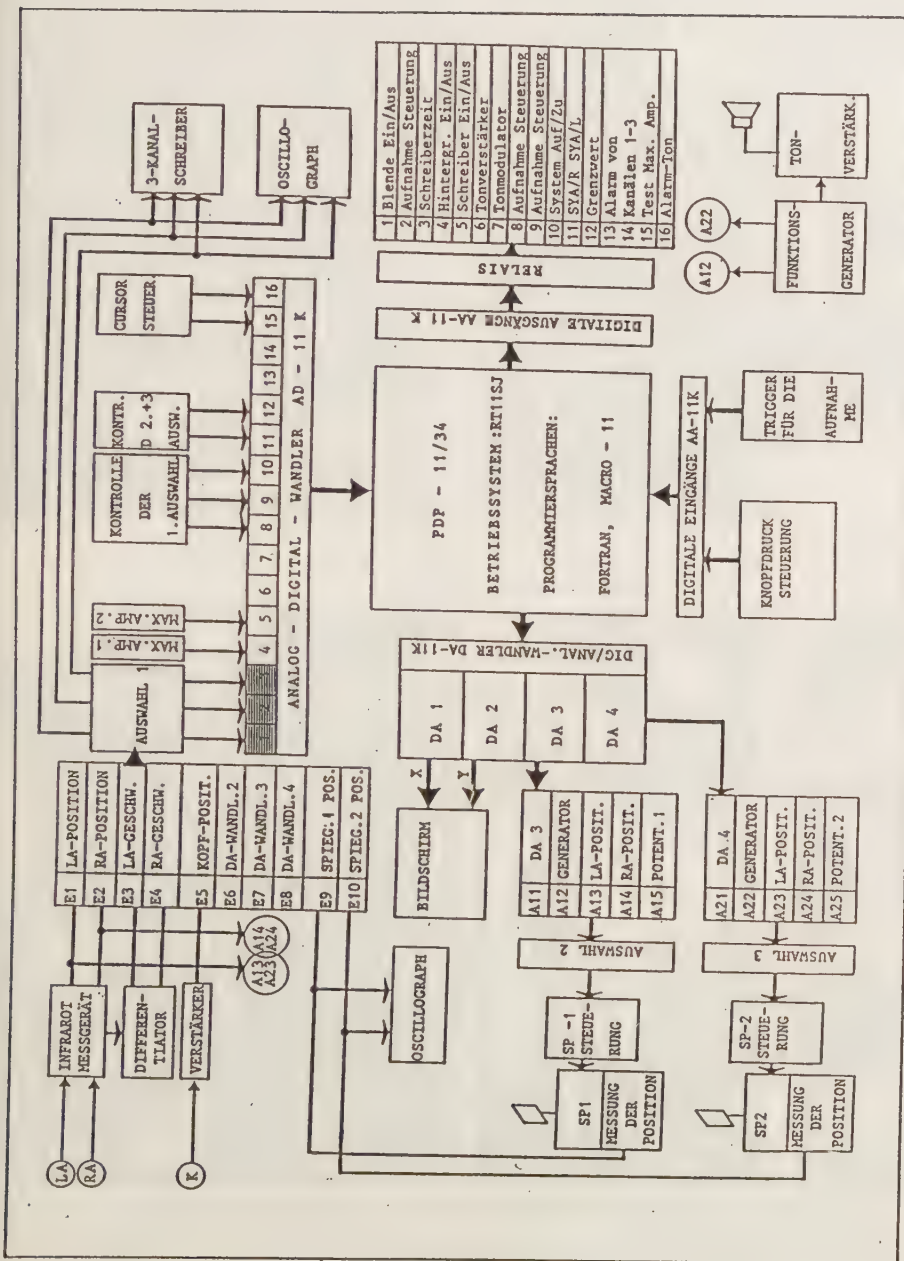
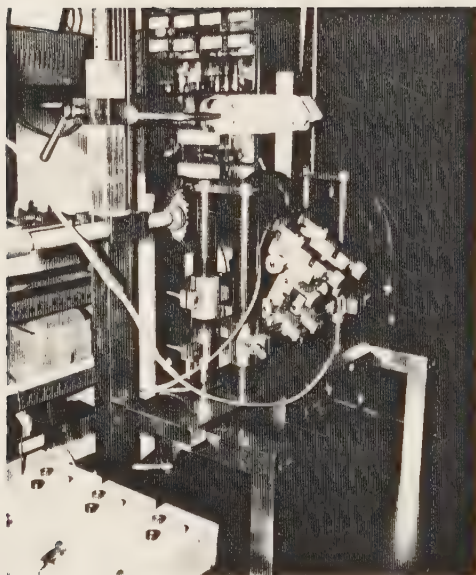
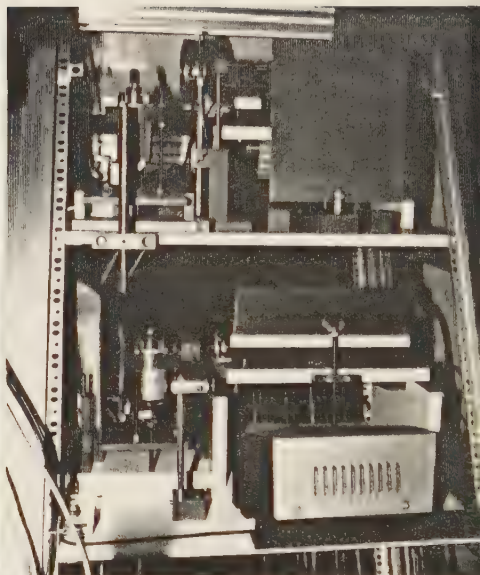


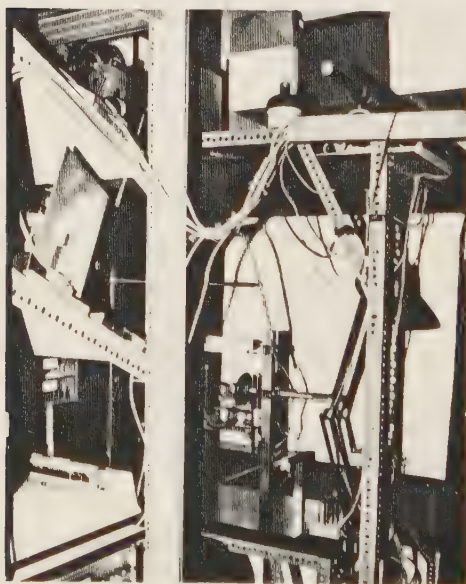
Abb. 2.1 Blockschaltbild der Augenbewegung-Meßapparatur.
LA: linkes Auge, RA: rechtes Auge.



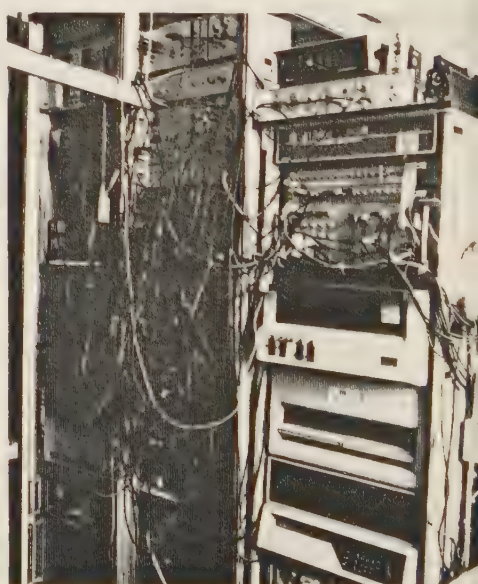
A. Kopfhalterung und Registrieranordnung



B. Reizeinrichtung



C. Reiz- und Registriereinrichtung, Darbietungsschirm



D. Analog- und Digitalanordnung für die Steuerung des Versuchs

Abb. 2.2 Gesamtansicht der verwendeten Apparatur.

Das Reizgerät besteht aus einem Projektor (Pradovit R 150), einem steuerbaren silberbeschichteten Ablenkspiegel und dem Darbietungsschirm. Zur Erzeugung eines scharf begrenzten kleinen Lichtpunktes (Durchmesser von 0.25 bis 1.5 Sehwinkelgrad) wurden gelochte Aluminiumfolien und eine optische Mikrobank verwendet.

Drehbewegungen des Spiegels rufen horizontale Bewegungen des Lichtpunktes am Darbietungsschirm hervor. Ein zusätzliches, dem drehbaren Spiegel nachgeschaltetes, bewegliches Prisma ermöglicht außerdem Bewegungen in allen anderen Richtungen. Abb. 2.3 veranschaulicht diese Einrichtung.

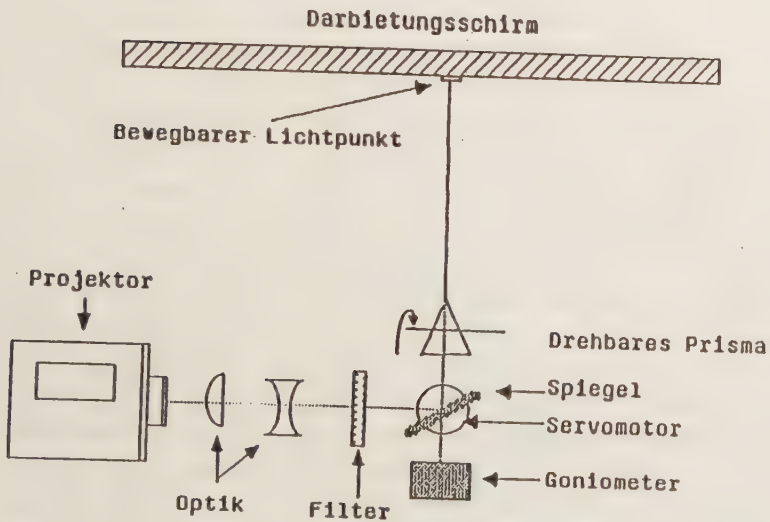


Abb. 2.3: Erzeugung eines beweglichen Reizes.
Horizontalbewegung durch Ablenkspiegel,
Vertikalbewegung durch Prisma.

2.1.1.1 Funktionelle Eigenschaften der Stellvorrichtungen

Die elektromagnetischen Stellvorrichtungen für den Spiegel müssen bei großer Einstellgeschwindigkeit die Endposition des Spiegels mit großer Präzision bei möglichst geringen Überschwingungen erreichen. Dabei müssen die durch die Trägheit und die magnetische Hysterese unvermeidlichen Fehler auf ein zu vernachlässigendes Maß reduziert werden. Um diese Forderungen zu erfüllen, wurden Servomotoren hoher Präzision verwendet. Diese Servomotoren haben eine hohe Rückstellkraft (etwa 200 Gramm/Grad) und verfügen über ein sehr präzises Drehspulmeßwerk, das genau die Position des Spiegels angibt. Darüberhinaus ist im Drehwinkelgeber ein Tachogenerator eingebaut, der ein Signal analog der Spiegelsgeschwindigkeit produziert. Das Geschwindigkeitssignal wird invertiert und zusammen mit dem Positionssignal zurückgeführt (siehe Abb. 2.4).

Die Rückkoppelung des Positionssignals ergibt eine Linearität von 99.65% über alle Ablenkungen. Die Rückführungsspannung des Tachogenerators andererseits garantiert minimales Überschwingen bei Rechteckfunktionen und besonders schnellen Vorgängen. Die Überschwingung läßt sich vom Benutzer justieren. Da eine absolute Dämpfung der Überschwingung jedoch zu einer Vergrößerung der Anstiegszeit führt, sollte man in diesem Punkt je nach Interesse einen Kompromiß schließen. In der vorliegenden Arbeit wurde ein Überschwingen von weniger als 1% der maximalen Ablenkung als unerheblich angesehen. Unter dieser Bedingung hat der Motor eine Anstiegszeit von weniger als 10 msec bei einer Amplitude von 50 Grad. Das heißt, wenn der Lichtpunkt bei einer Stufenfunktion einen 50 Grad-Sprung macht, z.B. zur Auslösung einer Sakkade, dann bewegt sich der Lichtpunkt zu der neuen Position mit einer Geschwindigkeit von 5000°/sec. Die Tabelle 2.1 gibt die Spezifikationen dieser Motoren.

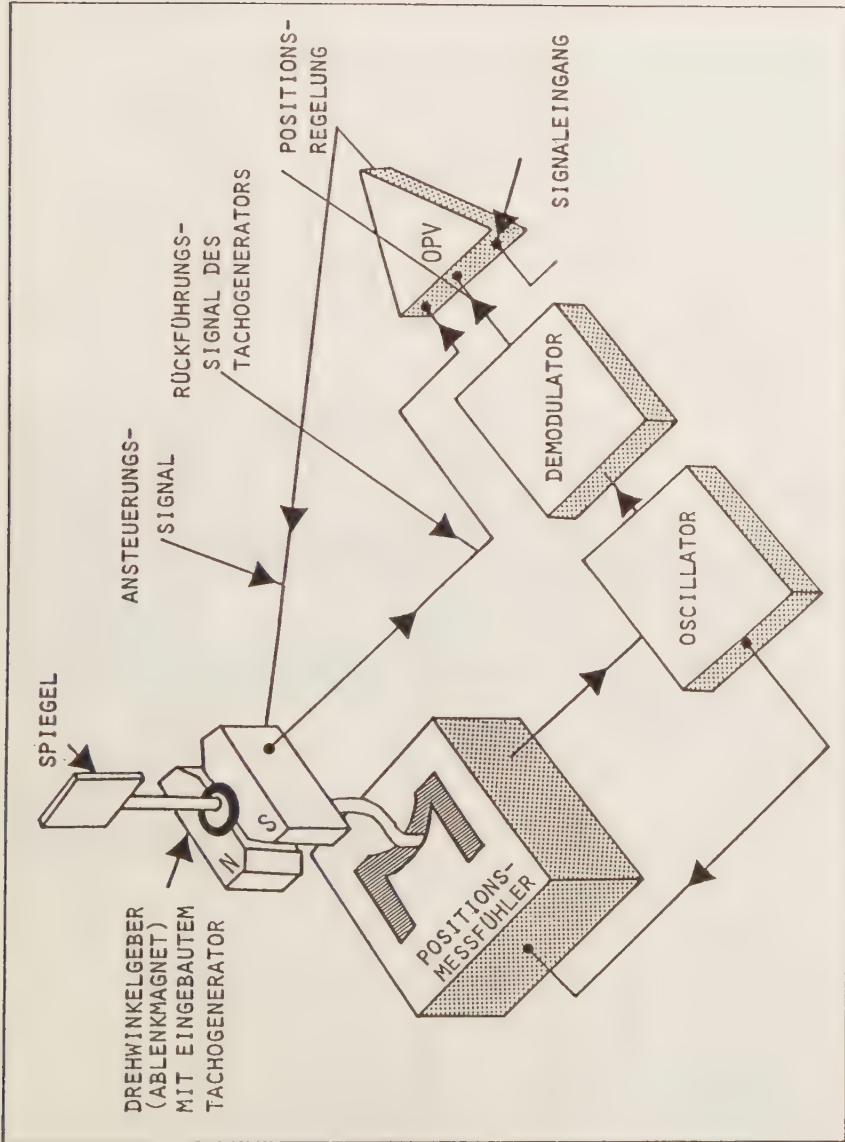


Abb. 2.4 Servomotor mit hoher Rückstellkraft und Drehwinkel-Meßwerk für die exakte Bewegung des Spiegels und dadurch des Lichtreizes.

SPEZIFIKATION DER SERVOMOTOREN ZUR STEUERUNG DER LICHPUNKTBEWEGUNG		
FREQUENZ - BEREICH	BEI 25° AMPLITUDE : BIS 50 HZ BEI 20° AMPLITUDE : BIS 55 HZ BEI 5° AMPLITUDE : BIS 100 HZ	
ANSTIEGSZEIT BEI 1 % ÜBERSCHWINGUNG	BEI 25° AMPLITUDE : 5 MSEC BEI 20° AMPLITUDE : 4 MSEC BEI 5° AMPLITUDE : 1 MSEC	≅ 5000° / SEC
SERVOMOT. RÜCKSTELLKRAFT	200 GRAMM / GRAD	
NULLPUNKTDRIFT NACH 15 MIN AUFWÄRMZEIT	± 0.1% VOM VOLLAUSSCHLAG / 24 STD ± 0.025 VOM VOLLAUSSCHLAG / °C	
EINGANGSSIGNAL	± 5 VOLT	

Tabelle 2.1 Spezifikationen der Servomotoren.

Für die üblicherweise verwendete Amplitude beträgt die Eckfrequenz 100 Hz. Abb. 2.5 zeigt die Pulsantwort der Servomotoren und Abb. 2.6 deren Amplitudenfrequenzgang. Man sieht, daß die tatsächliche Bewegung des Lichtpunktes ausgezeichnet mit dem Vorgabesignal übereinstimmt. Die bis jetzt erwähnten technischen Eigenschaften dieser Servomotoren machen deutlich, daß sie für die Reizgenerierung in der okulomotorischen Forschung sehr gut geeignet sind.

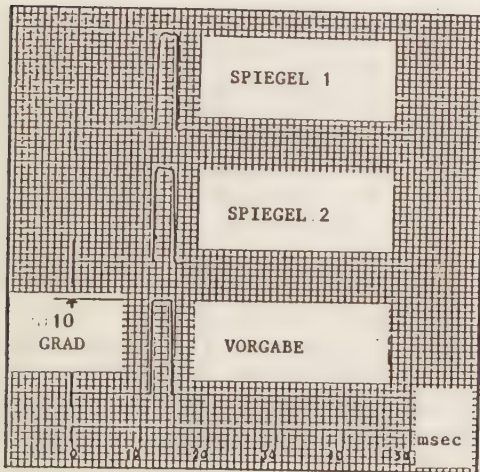


Abb. 2.5: Die Antwort der Servomotoren auf eine Pulsfunktion von 10 Grad Amplitude und 3 msec Dauer

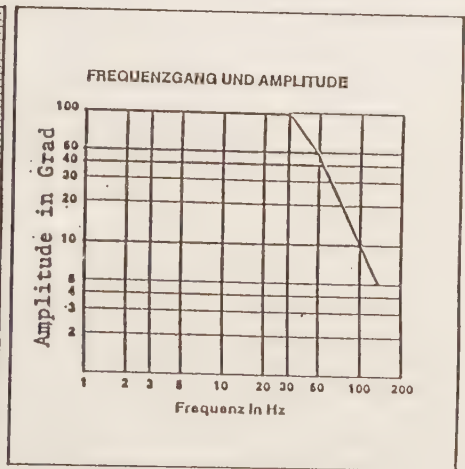


Abb. 2.6: Der Amplitudenfrequenzgang der verwendeten Servomotoren

2.1.1.2 Bestimmung des Ablenkwinkels

Bei der Bestimmung des Ablenkwinkels ist folgender Sachverhalt zu berücksichtigen:

Da unser Aufbau es nicht gestattet, die Drehachse des Ablenkspiegels vertikal über dem Drehpunkt des Auges anzubringen, ergeben sich unterschiedliche Radien für den Lichtstrahl der Reizapparatur und den Sehstrahl des Auges (siehe Abb. 2.7).

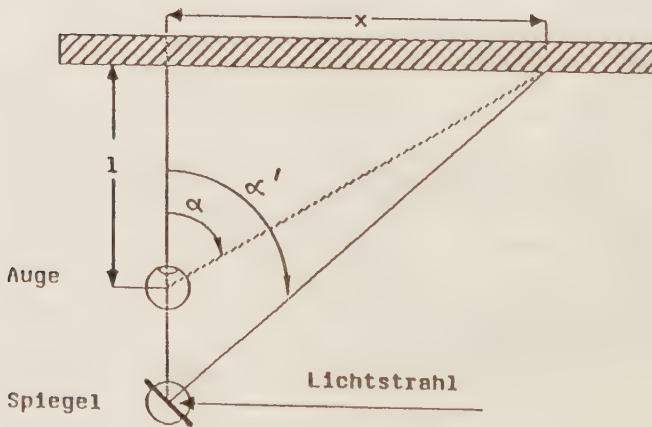


Abb. 2.7: Darbietungsfehler durch unterschiedliche Winkel von Auge bzw. Spiegel

Man kann sich daher bei der Kalibrierung nicht auf den theoretischen Winkel (Grad/Volt-Faktor des Motors) beziehen, sondern auf den Blickwinkel, der indirekt durch den Abstand x errechnet werden muß. So muß man für einen gegebenen Abstand vom Auge zum Schirmmittelpunkt (l) den Abstand x errechnen, der einem Grad entspricht ($x=l \cdot \tan 1^\circ$). Durch einfache Multiplikation bekommt man für jeden gewünschten Winkel die Position des Lichtpunktes auf dem horizontalen Meridian. Für den jeweiligen Abstand l muß der Winkel des Ablenkspiegels bzw. die Eingangsspannung des Servomotors eingestellt werden. Dieses Verfahren führt aber zu einer Ungenauigkeit, dem tangentialen Fehler. Bei dem verwendeten ebenen Schirm und einem Spiegel-Schirmabstand von 88 cm ist der tangentielle Fehler bei der maximal verwendeten Auslenkung von 10° etwa 5 Bogenminuten. Dieser Fehler beträgt also 0.8% und wurde nicht korrigiert.

2.1.2 Registriereinrichtung

Zur Registrierung von Augenbewegungen werden unterschiedlichste Methoden verwendet wie beispielsweise die Elektrookulographie (EOG), die Corneal-Reflex-Methode, die Doppel-Purkinje-Bildmethode, die CCD-Systeme, der PSD-Sensor, die Search Coil-Technique (Brandt, Th., Büchele, W. 1983), die mit ihren Vor- und Nachteilen für die verschiedenen Fragestellungen mehr oder weniger gut geeignet sind (Robinson, 1963; Ditchburn, 1973; Crickmar 1969; Young, 1963; Young und Sheena, 1975; Carpenter, 1977; Collewyn et al., 1975).

Für die Registriereinrichtung der verwendeten Anlage wurde die Infrarotlicht-Photoelektro-Okulographie ausgewählt, die im folgenden detailliert beschrieben werden soll.

2.1.2.1 Photoelektro-Okulographie

Die Photoelektro-Okulographie ist eine elektro-optische Methode. Photozellen produzieren, bei Belichtung mit verschiedenen Lichtmengen, elektrische Signale, die sich proportional zu der Belichtungsänderung verhalten. Zur Ableitung von horizontalen Augenbewegungen kann dieses Prinzip, wie aus Abb. 2.8 ersichtlich, auf die Messung der Änderungen des reflektierten Infrarotlichts zwischen der dunklen Iris und der weißen Sklera angewandt werden. Für die zentrale, gerade Stellung des Auges kann man die Position der zwei Phototransistoren so einstellen, daß sie jeweils die gleiche Lichtmenge empfangen. Die differenziell gekoppelten Phototransistoren geben unter dieser Bedingung keinen Strom ab. Kleine Abweichungen von diesem Idealfall wegen mangelhafter mechanischer Positionseinstellung können elektronisch ausgeglichen werden, so daß die Nullstelle des Auges präzise definiert werden kann. Wenn sich das Auge jetzt etwas nach rechts bewegt, empfängt der rechte Phototransistor weniger Licht als der linke. Infolgedessen entsteht ein Strom am Ausgang des Differenzverstärkers, der eine Funktion der Augenablenkung von der zentralen Stellung ist. Die Polarität des Stromes kehrt sich um, wenn sich das Auge nach links bewegt.

Die Empfindlichkeit dieses Systems ist umso besser, je kleiner das Infrarot-Streulicht ist. Ferner wirft ein großes rezeptives Feld der Phototransistoren Probleme auf, da größere Amplituden der Augenbewegungen auch die Pupille ins rezeptive Feld bringen. Dies führt zu einer zusätzlichen Abnahme der Lichtreflexion bei den größeren Augenbewegungen und daher zu einer Nicht-Linearität des gesamten Meßsystems.

Die Auswahl spezieller Phototransistoren mit vorgebautem

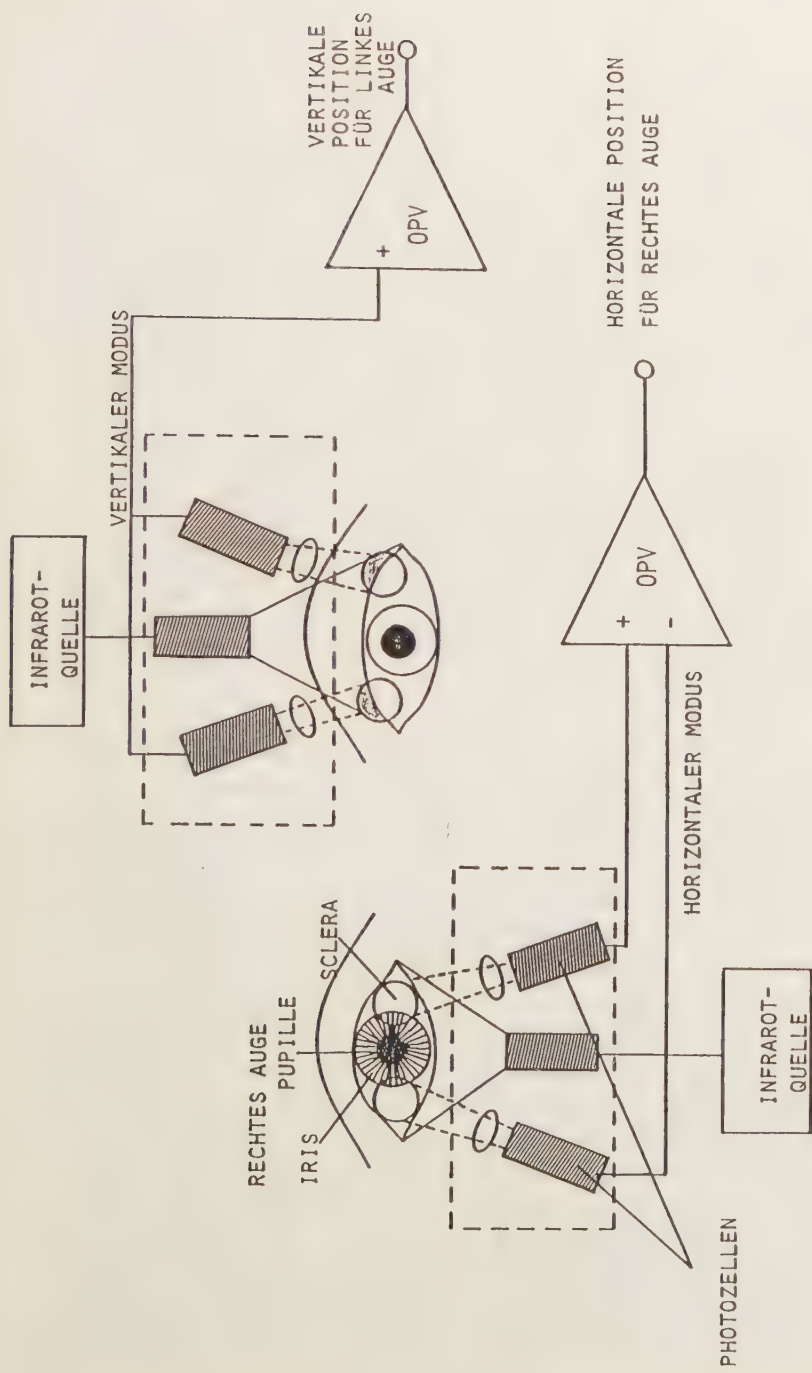


Abb. 2.8 Das Prinzip der Infrarot-Okulographie. (Beschreibung im Text)

optischen System war der erste Schritt, diese Schwierigkeiten zu beseitigen. Danach wurde ein künstliches Auge aus Kunststoff angefertigt (die verschiedenen Größen waren Mittelwerte von 6 menschlichen Augen). Das Kunststoffauge wurde auf einen Ablenkmagneten montiert, mit dessen Hilfe sich die horizontalen Augenbewegungen simulieren ließen. Anhand dieses Modells wurde die mittlere Position des Infrarotsenders und der zwei Infrarottransistoren eingestellt. Sender und Phototransistoren wurden mit einem Infrarotfilter abgedeckt (gestrichelte Linie in Abb. 2.8). Dies minimiert den Einfluß des sichtbaren Lichtes. Fehlt dieser Filter, läßt sich bei Registrierungen unter Zimmerbeleuchtung die 50 Hz Schwingung der Versorgungsspannung im Signal, das von den Augenbewegungen produziert wird, erkennen. Die Position der Phototransistoren läßt sich für jede Vp speziell justieren.

Für die Registrierung der vertikalen Augenbewegungen (Abb. 2.8) werden andere Kontrastgrenzen ausgenutzt. Beide Augenlider folgen den Augen über einen recht großen Bereich. Das obere Lid weist eine geringe Phasenverschiebung und eine kleine Hysterese im Vergleich zu den vertikalen Augenbewegungen auf. Obwohl das untere Lid noch präziser ist, verwendet man das obere Lid, da es leichter zu registrieren ist. Als Kontrastgrenze stellt sich hier die Grenze zwischen oberem Augenlid und weißer Sklera dar. Durch jede Bewegung des Auges nach oben, die vom Lid verfolgt wird, verkleinert sich der Anteil des Lides im Phototransistor-Rezeptivfeld. Dies verursacht eine Zunahme der Lichtreflektion in beiden Phototransistoren, die in diesem Fall additiv gekoppelt werden (Siehe Abb. 2.8). Das umgekehrte Verfahren findet bei den Bewegungen nach unten statt. Man kann durch ein elektronisches Offset den Wert "Null" der Nullposition des Auges in Übereinstimmung bringen und dadurch alle Bewegungen nach

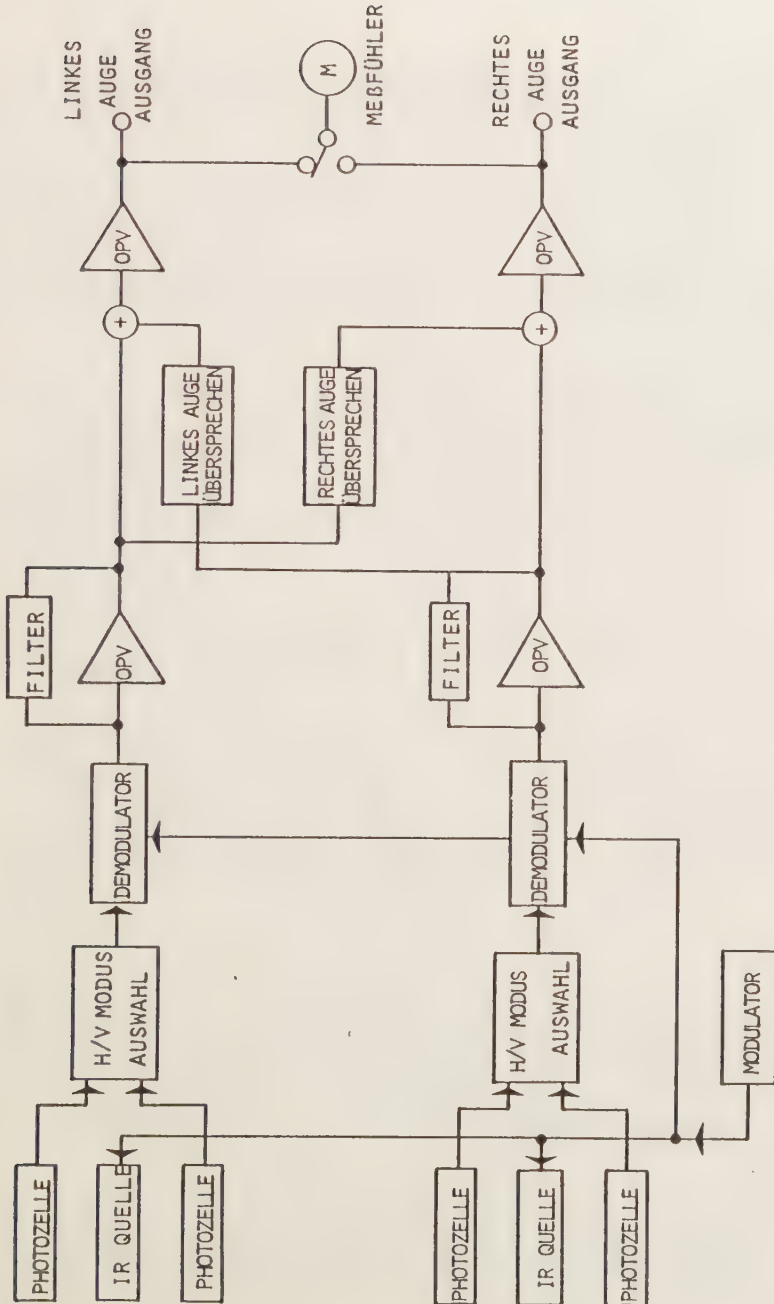


Abb. 2.9: Schaltbild des Infrarotmeßsystems. OPV: Operationsverstärker
H/V: Horizontal/Vertikal, IR: Infrarot

oben als positive und alle Bewegungen nach unten als negative Spannungen ablesen.

Mit Hilfe des Infrarotmeßsystems können diese zwei Modi, die horizontalen und die vertikalen Bewegungen, getrennt für jedes Auge gemessen werden. So kann man an einem Auge horizontale und an dem anderen vertikale Bewegungen ableiten.

Während der Registrierung der horizontalen Bewegungen eines Auges können Änderungen der Position des Auges in vertikaler Richtung stattfinden, die beispielsweise vestibulär ausgelöst werden. Mißt man gleichzeitig die vertikalen Bewegungen des anderen Auges, kann man über eine interne elektronische Schaltung (Abb. 2.9) die unerwünschte vertikale Komponente bei horizontal registrierten Augenbewegungen bis zu 90% kompensieren. Diese Kompensation wurde während der Versuche stets angewandt.

Das Infrarotlicht des Meßsystems ist nicht kontinuierlich, sondern pulsiert mit einer Frequenz von 2 KHz. Dies verbessert nicht nur das Signal- Rauschverhältnis, sondern minimiert auch die ins Auge gestrahlte Infrarotlichtstärke. Die Wärmebelastung der menschlichen Linse wird dadurch reduziert.

Die Eingangsverstärker des elektronischen Gerätes nehmen das Augensignal in der gleichen Phase mit dem sendermodulierenden Signal (Synchronous detection) auf, so daß der Einfluß von Störfaktoren wie etwa Streulicht kontrolliert werden kann.

Das von den Augenbewegungen ausgelöste Signal ist diskontinuierlich. Durch eine geeignete Filterung wird es dennoch eine der Augenposition entsprechende kontinuierliche Form annehmen. Durch diese Filterung ergeben

sich allerdings Einschränkungen in der zeitlichen Auflösung bei der Erfassung der Augenbewegungen mit diesem Verfahren. Wie man in der Tabelle 2.2 sieht, beträgt für eine Signalmodulation von 2 KHz die zeitliche Auflösung des Systems etwa 4 msec.

Höhere Modulationsfrequenzen könnten bessere zeitliche Auflösungen ergeben. Sie würden aber zu einer geringeren Amplitudenauflösung führen. Wenn man die Frequenzcharakteristika des okulomotorischen Systems berücksichtigt, reicht die Wahl dieser Grenzwerte des Meßsystems völlig aus. Die genannten Spezifikationen des Infrarot-Meßsystems sind in Tab. 2.2 zusammengefaßt. In der Abb. 2.10 sind Aufnahmen durch dieses Meßsystem zu sehen.

	HORIZONTAL	VERTIKAL	BEMERKUNGEN
BEREICH	BEI 0 $\pm$ 25°	+ 10° (AUFWÄRTS) - 20° (ABWÄRTS)	
AUFLÖSUNG	< 10'	> 50'	< 5' MIT BEIßBRETT FÜR HORIZ. BEWEGUNG.
EXAKTHEIT	1°	2°	
ZEITKONSTANTE	4 MSEC OHNE FILTER 26 MSEC MIT FILTER		
DRIFT	10 MV / STUNDE		
ÜBERSPRECHEN	UNTERDRÜCKEN BIS 10 %		

Tab. 2.2: Spezifikation des Infrarot-Meßgerätes

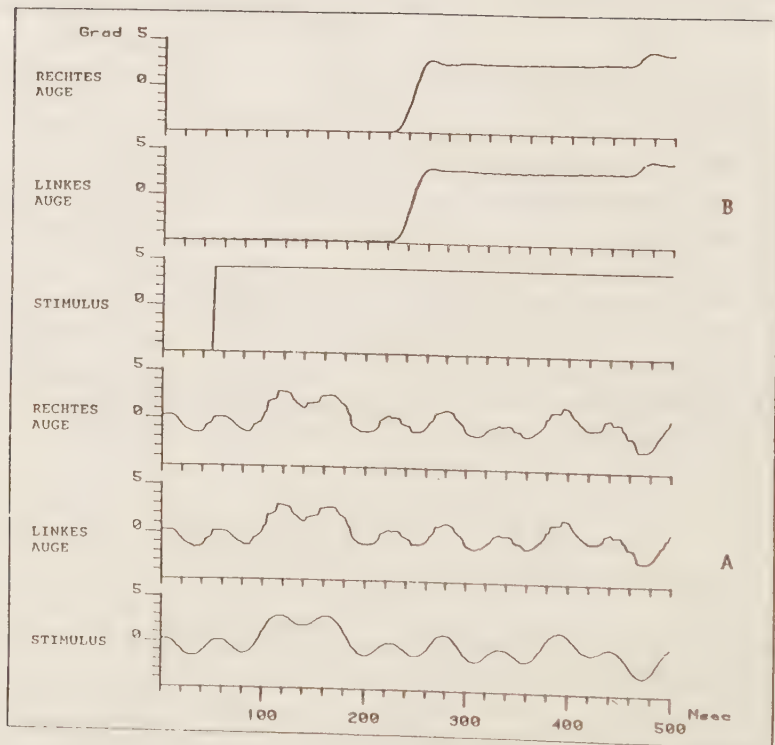


Abb. 7.10: Augenbewegungen, die mit der verwendeten Meßapparatur aufgenommen sind.

A: Augenfolgebewegungen, die von einem kontinuierlich bewegten Reiz ausgelöst wurden.

B: Sakkaden, die von einem 9° Sprung des Lichtreizes nach rechts ausgelöst wurden.

K1: Lichtposition.

K2: Linkes Auge.

K3: Rechtes Auge.

2.1.2.2 Kopfhalterung

Für eine genaue Registrierung der Augenbewegungen dürfen während der Aufnahme keine Kopfbewegungen auftreten. Kopfbewegungen induzieren vestibulär ausgelöste Augenbewegungen, sowie eine Verstellung der Null- bzw. der Geradeausstellung des Auges. Es wurde daher eine stereotaktische Kopfhalterung entworfen, die aus einem Beißbrett, einer Kinnstütze, einem Stirnband und zwei seitlichen Schraubklemmen besteht (Abb. 2.11). Jede dieser Vorrichtungen ist individuell verstellbar. Die Position des Kopfes läßt sich durch die eingebauten Maßstäbe exakt definieren. Für jede Versuchsperson wurde ein Bißabdruck angefertigt. Zu diesem Zweck wurden kleine Beißbretter hergestellt, auf die das Gemisch (Ramitec-Paste + Katalysator) gestrichen wurde. Darauf bissen die Vpn 5 Minuten lang. Etwa 20 Minuten später war der entstandene Bißabdruck vollständig gehärtet. Durch die Verwendung dieser Bißabdrücke lassen sich die horizontalen Kopfbewegungen auf ein zu vernachlässigbares Maß reduzieren. Um auch Kippbewegungen zu vermeiden, wurden nicht schmerzhaftes Ohrenklemmen verwendet. Eine Kinnstütze und ein Stirnband verhinderten Nickbewegungen des Kopfes.

2.1.3 Hilfsgeräte

Bei Versuchen mit Tieren oder Menschen ist die Versuchsdauer von Bedeutung. Längere Versuche ermüden die Versuchspersonen und können zu unzuverlässigen Ergebnissen führen. Zur Zeiteinsparung wurde daher der Verlauf des Experimentes einschließlich der Parametereingabe vorprogrammiert, so daß ein automatischer Ablauf des Versuchs gewährleistet war. Einen Teil dieser

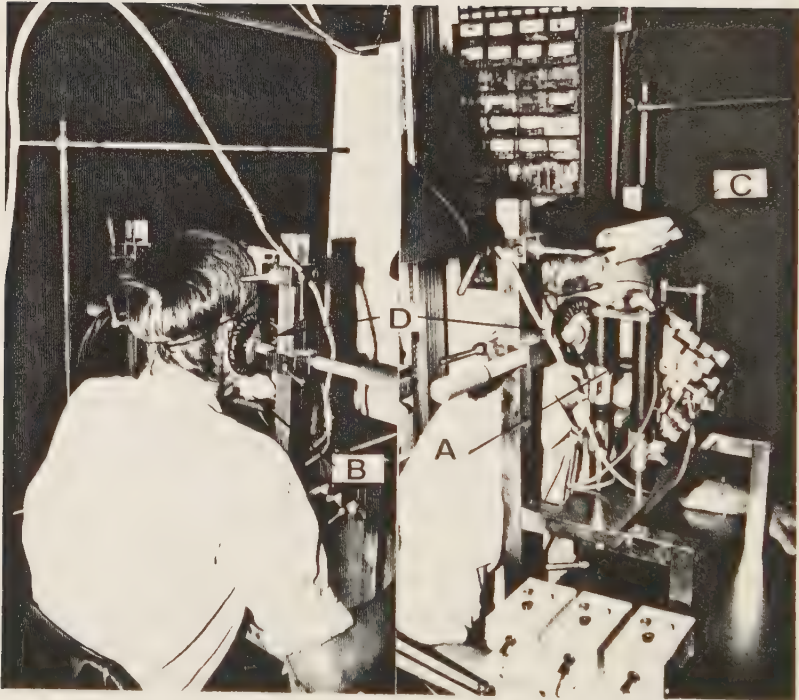


Abb. 2.11: Versuchsperson M.E. in der Kopfhalterung während des Versuches. Die Kopfbewegungen wurden durch ein Beißbrett (A), Kinnstütze (B) sowie durch ein Stirnband (C) und zwei seitlichen Schraubklemmen (D) verhindert.

Arbeit übernahm ein Prozeßrechner. Die entsprechende Programmentwicklung wird im Teil 2.2 skizziert.

An dieser Stelle sollen die Geräte zwischen der Analog-Apparatur und dem digitalen Prozeßrechner zusammenfassend beschrieben werden, die eine automatische Steuerung ermöglichen.

Um wechselnde Situationen kontrollieren zu können, wurden die 16 digitalen Ausgänge des Rechners mit einer Kontrolleinheit mit 16 Relais-Schaltern gekoppelt. Über diesen Apparat können alle Geräte im Labor während des Versuches vorprogrammiert gesteuert werden. Daneben dienen vier dieser Ausgänge als Alarmsignal, falls die Geräteanzeige nicht mit den entsprechenden Werten im Rechner übereinstimmt oder eine Sättigung des aufgenommenen Signals wegen zu hoher Verstärkung auftritt.

Fünf verschiedene Selektionstafeln (Abb. 2.1) können vor dem Versuch für die Auswahl der Ein- und Ausgänge benutzt werden (z.B. der Spiegel wird vom Rechner oder von einem Funktionsgenerator kontrolliert). Es werden maximal drei Analogeingänge vom Rechner gleichzeitig aufgenommen und die Spur simultan auf dem Schreiber aufgezeichnet. Jeder dieser drei Eingänge kann eines der 10 Signale sein, die man mit der Empfangsselektionstafel definiert. Die maximale Amplitude der zwei Spiegel (s. Abb. 2.1) kann auch wahlweise vordefiniert werden. Sollte die obige Auswahl nicht mit dem entsprechenden Parameter des Aufnahmeprogramms übereinstimmen, wird das Alarmsystem aktiviert und das Programm unterbricht den Versuchsablauf, bis Parameter und Geräteanzeige gleichgesetzt sind.

Eine Logikeinheit dient zur Steuerung der Computerausgänge, falls diese Steuerung nicht vom Prozessor selbst, sondern von dem aufgenommenen Augensignal erfolgen

sollte. Grundsätzlich können viele solche Aufgaben vom Computer selbst übernommen werden. Man bevorzugt jedoch selbstgebaute Geräte, da die erhöhte Anzahl von Aufgaben während der Digitalisierungszeit eine starke Verminderung der Digitalisierungsrate verursacht.

Zuletzt ist ein Oszilloskop und ein Schreiber zur Kontrolle des Infrarot-Geräte-Ausgangs (Augenpositions- Signal verwendet worden (s. Abb. 2.1).

2.2 Computer-Programme

Die Versuchssteuerung und die Datenauswertung erfolgt über einen Prozeßrechner vom Typ Digital Equipment Corp. PDP11/34. Die hierzu erforderlichen Programme (in MACRO-II und FORTRAN IV) lassen sich in drei Gruppen einteilen (siehe Abb. 2.12):

- a) Programme zur Vorbereitung des Versuches. Sie dienen zur Eingabe aller Reizparameter und zur Berechnung der gewünschten Bewegungsform des Reizes.
- b) Programme für die Datenaufnahme. Sie ermöglichen die gleichzeitige Registrierung der Position beider Augen und des Ablenkspiegels und beruhen auf dem Programm INTES (H. Zucker, 1982 a). Sie ermöglichen den Dialog mit der Versuchs-Steuerungsanlage, d.h. der Versuchsablauf kann jederzeit verändert und bei auftretenden Fehlern (z.B. unzulässigen Kopfbewegungen) abgebrochen und wiederholt werden. Dies erfolgt über eine "on line"-Verarbeitung des Signals, das von den Augenbewegungen erzeugt wird. Durch ständige Rückkopplung zwischen Programmablauf und eintretenden Daten ist eine automatische Anpassung der Registrierung zu jedem Zeitpunkt der Datenaufnahme möglich.
- c) Auswertungsprogramme. Diese dienen zur Weiterverarbeitung und Normierung der gewonnenen Daten. Als

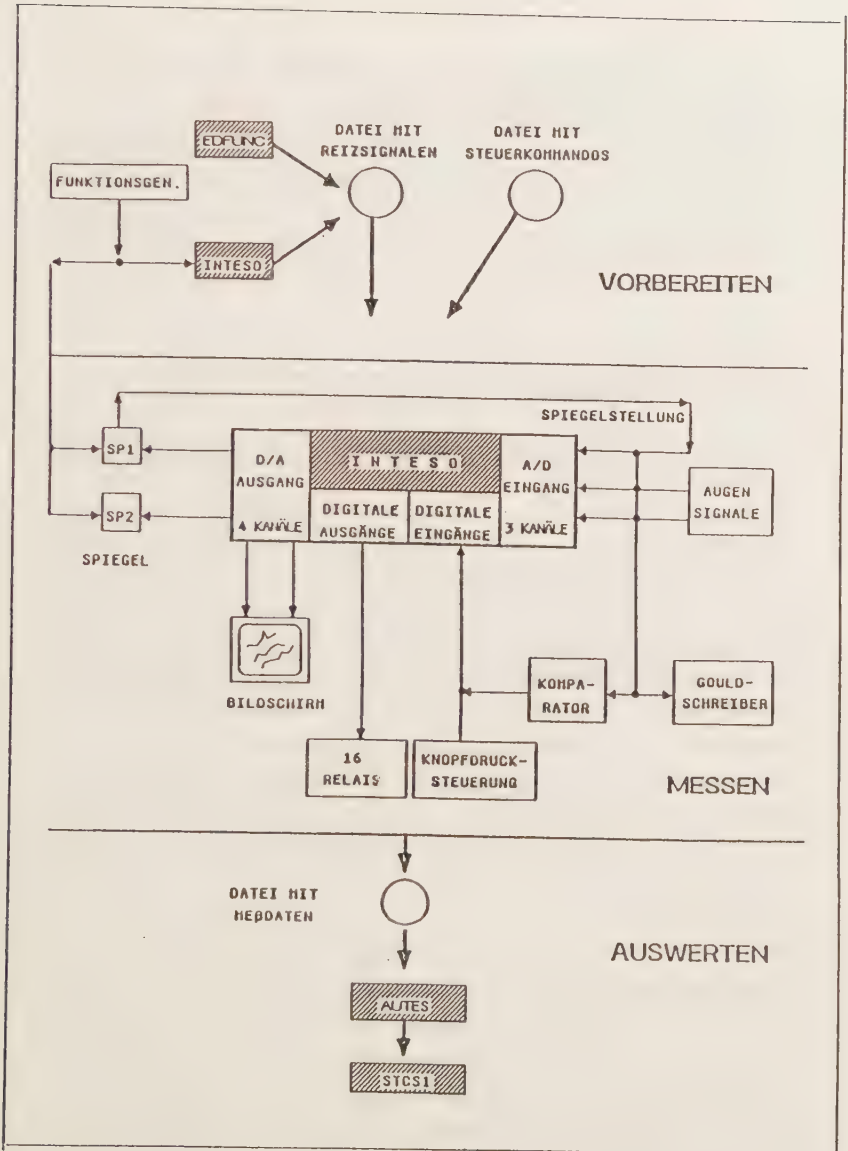


Abb. 2.12: Die Funktionsweise der verwendeten Programme.

Grundlage wurde das Programm AUTES (H. Zucker, 1982 b) verwendet. Vor der Berechnung der gewünschten Variablen werden die aufgenommenen Augenpositionssignale normiert (siehe auch Kap. 2.3). Anschließend erfolgt die Berechnung der zu untersuchenden Variablen. Weitere Programme ermöglichen die statistische Auswertung und graphische Darstellung.

2.3 Durchführung des Versuchs und Auswertung der Daten

Alle Versuche wurden unter mesopischen Bedingungen (etwa 1 cd/m^2) durchgeführt. Die Versuchsperson saß auf einem verstellbaren Stuhl mit dem Kopf in der schon beschriebenen Kopfhaltung. Der Lichtpunkt (0.25 Grad Durchmesser) wurde auf einen weißen Darbietungsschirm projiziert, der 88 cm von der Vp entfernt war. Bei zwei Versuchspersonen wurden die Messungen binokular, bei einer dritten monokular durchgeführt. Vor dem Versuch wurde die Augenposition geeicht. Jeder Durchgang bestand aus 42 Darbietungen, bei denen der Lichtpunkt Sprung-Rampen-Bewegungen unterschiedlicher Amplitude und Geschwindigkeit ausgeführt hat. Bei allen Versuchspersonen wurden 10 Stufenamplituden von 1 bis 10 Grad und 10 Rampengeschwindigkeiten von 1 bis 10 Grad/Sekunde in einer randomisierten Reihenfolge verwendet. Bei der Versuchsperson H.E. wurden zusätzlich Sprungamplituden von 10 bis 30 getestet. Die Geschwindigkeit der Rampenbewegung war in diesem Fall 4 oder 8 Grad/Sekunde. Auch hier wurde der tangentiale Fehler (5% bei 30 Grad) nicht korrigiert. Ferner wurden Messungen von Rampen- und Stufenantworten (Sakkaden) des Auges gemacht, bei denen die Geschwindigkeit oder die Amplitude von 1 bis 10 Grad/Sekunde variiert wurde. Ein Kalibrierungsmuster wurde zu Anfang jedes Durchgangs sowie nach jeder vierten Darbietung dargeboten. Dies ermöglichte

eine "off-line" Normierung. In diesem Kalibrierungsmuster wurde der Lichtpunkt zunächst zentral, dann 5 Grad links, 5 Grad rechts und schließlich wieder zentral für jeweils eine Sekunde fixiert. Der gemittelte Wert der beiden zentralen Fixierungen ergab die "Null"-Position des Auges, während aus den beiden exzentrischen die jeweiligen Verstärkungsfaktoren für die Bewegungen nach links bzw. nach rechts berechnet wurden. Alle Messungen, bei denen die Null-Linie der Augenposition zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kalibrierungsmustern um mehr als 2 Grad verschoben worden war, wurden nicht berücksichtigt. Durch die Berechnung von Nullposition und Verstärkungsfaktoren wurden die nachfolgenden vier Kurven normiert. Für die Berechnung der sich aus den Messungen ergebenden Variablen (Latenzen, Geschwindigkeiten etc.) wurden spezielle Algorithmen entwickelt. Zur Kontrolle wurden die berechneten Variablen jeder Kurve vor dem Abspeichern durch ein Fadenkreuz am Bildschirm angezeigt. Nach Abschluß der Messungen wurden die berechneten Variablen statistisch aufgearbeitet.

3. Ergebnisse

3.1 Die Antwort des okulomotorischen Systems auf eine Sprungrampenbewegung des Lichtreizes: Häufigkeit der präsakkadischen Augenfolgebewegungen

Als Sprung-Rampen-Reizmuster (Step-ramp Stimulus) wurde diejenige Bewegung eines Lichtreizes definiert, bei der der Lichtpunkt in die Peripherie des Gesichtsfeldes springt und sich anschließend gleichförmig zu bewegen beginnt. Diese Bewegung kann in die gleiche Richtung wie die Sprungbewegung (gleiche Richtung, GR), oder der Sprungbewegung entgegengesetzt (entgegengesetzte Richtung, ER) verlaufen.

Das okulomotorische System antwortet auf diese Reizbewegung mit einer Sakkade, an die sich die glatte Augenfolgebewegung unmittelbar anschließt (Abb. 3.1A). Bei beiden Arten der Reizdarbietung (GR und ER) können jedoch auch präsakkadische Augenfolgebewegungen (PSF) auftreten. Wie am Beispiel einer ER-Reizbewegung in Abbildung 3.1 dargestellt wird, kann die Richtung der präsakkadischen Folgebewegungen mit der Rampenbewegung übereinstimmen (Abb. 3.1B). Mit einer geringen Häufigkeit traten jedoch auch gegensinnige präsakkadische Augenfolgebewegungen auf (Abb. 3.1 C). Die Tabelle 3.1 faßt die Häufigkeit der verschiedenen Arten der Sprungrampenantwort zusammen, die aus 3140 Reizpräsentationen ermittelt wurden.

Tabelle 3.1

Art der Sprungrampenantwort	Häufigkeit (%)
Ohne PSF-Bewegungen	62.5
Mit gleichsinnigen PSF	30.6
Mit gegensinnigen PSF	6.9

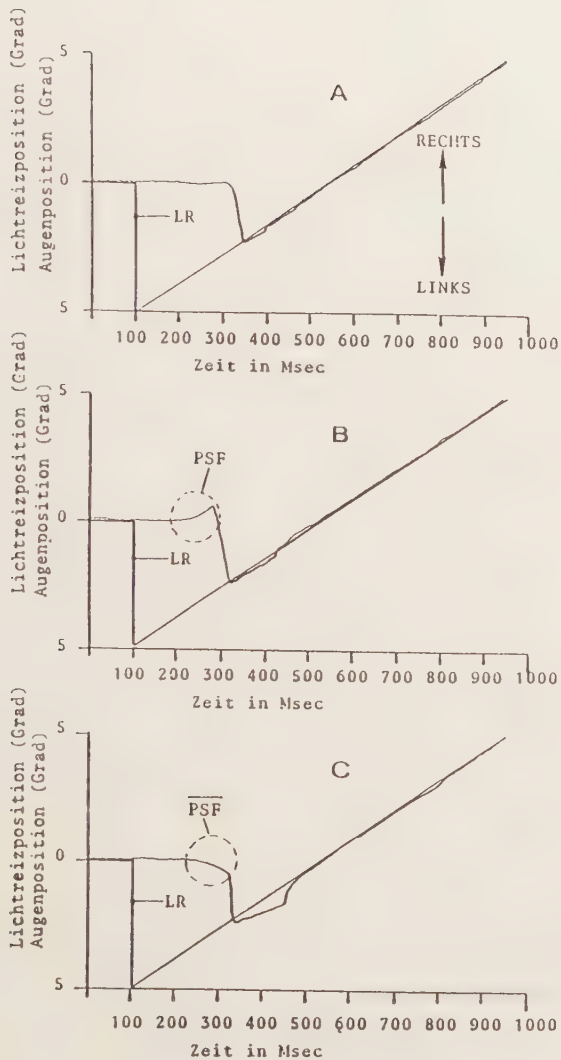


Abb.3.1: Reaktionen des okulomotorischen Systems auf eine Sprungrampenbewegung des Lichtreizes. LR:Lichtpunkt bewegung. PSF: Präsakadische Folgebewegungen. $\overline{\text{PSF}}$: Gegensinnige präsakadische Folgebewegungen, d.h. entgegen der Bewegungsrichtung des Lichtreizes (s. Text).

Die Häufigkeit der PSFen war individuell verschieden. Für die Versuchsperson P.H. betrug sie im Mittel für alle Geschwindigkeiten 14.5% ; für die Vp M.E. und W.F. wurde eine Häufigkeit von 29.3% bzw 48.0% beobachtet. Bei den Rampengeschwindigkeiten 3 bis 8 Grad/sec traten die prä-sakkadischen Folgebewegungen häufiger auf als bei Geschwindigkeiten kleiner als 3 oder grösser als 8 Grad/sec. Es bestand jedoch kein deutlicher Zusammenhang zwischen PSF-Häufigkeit und Geschwindigkeit der Rampen-Bewegung. Für die Versuchsperson P.H. beispielsweise betrug die Häufigkeit der PSFen 10.6% bei einer Geschwindigkeit von 3 Grad/sec, 19.0% bei 6 Grad/sec und 8.0% bei 8 Grad/sec. Die Vp W.F. führte bei der Geschwindigkeit 3 Grad/sec PSFen in 26.1%, bei 6 Grad/sec in 38.5%, und bei 8 Grad/sec in 22.0% der Fälle aus. Die entsprechenden Häufigkeiten für M.E. waren 30.9%, 38.0% und 39.9%. Die prä-sakkadischen Folgebewegungen traten häufiger (32.3%) bei den GR- als bei den ER-Lichtreizbewegungen (28.9%) auf. Die Häufigkeiten beziehen sich hier ,wie in der Tabelle 3.1, auf alle Geschwindigkeiten und alle Sprungamplituden.

Die Abbildung 3.2 zeigt Beispiele für prä-sakkadischen Folgebewegungen für verschiedene Sprungamplituden bei der Versuchsperson W.F.. Die Geschwindigkeit des Reizes beträgt in allen Fällen 5 Grad pro Sekunde. In der Antwort auf eine Sprungrampenreizbewegung von 1 Grad (oberste Kurve) wird keine Sakkade beobachtet. Da die durchschnittliche Latenz für das sakkadische System 200 msec beträgt, gelangt der Lichtreiz binnen der Latenzzeit in die Fovea, so daß keine Sakkade mehr notwendig ist (siehe auch Rashbass, 1961; Robinson, 1965). Bei der Antwort des okulomotorischen Systems auf eine einfache Rampenbewegung ist mindestens eine Sakkade erforderlich, damit der Vorsprung des Lichtreizes, der auf Grund der Reaktionszeit

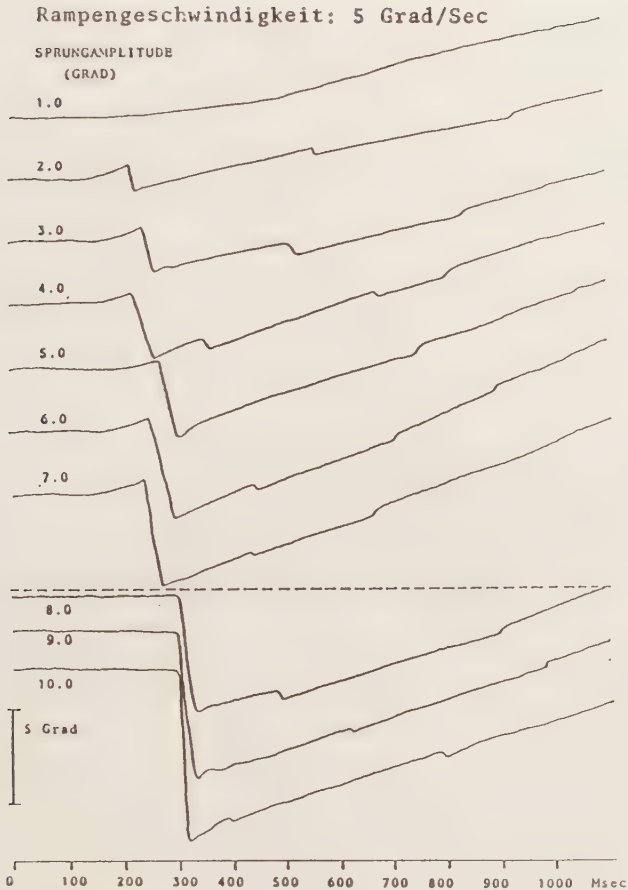


Abb.3.2: Die Sprungrampenantwort des okulomotorischen Systems für die 10 getesteten Sprungamplituden bei einer Lichtreizgeschwindigkeit von 5 Grad pro Sekunde.

des Systems entsteht, ausgeglichen wird.

Präsakkadische Folgebewegungen traten nur bis zu einer bestimmten maximalen Sprungamplitude auf. Wie in der Abbildung 3.2 deutlich zu sehen ist, enthält die Sprung-Rampen-Antwort der VP W.F. keine präsakkadische Folgebewegung für Exzentrizitäten (Sprung-Amplituden) größer als 7 Grad. Die Sprungamplitude von 7 Grad war für alle untersuchten Versuchspersonen die grösste Exzentrizität, bei der noch PSFen auftraten. Das bedeutet, daß 7 Grad Exzentrizität offenbar eine funktionelle Grenze für das okulomotorische System darstellt, zumindest für die hier verwendeten Lichtreizgrößen.

Für Sprungamplituden, die kleiner als 3 Grad sind, treten die PSFen am häufigsten auf. Dies ist zu erwarten, weil dann das Bild des Lichtpunktes immer noch in der Fovea bleibt. In dem Ring von 3 bis 7 Grad, der der Parafovea und einem großen Teil der Perifovea entspricht, ist die Häufigkeit geringer (22.2%), sie zeigt in diesem Bereich jedoch keine deutliche Abhängigkeit von der jeweiligen Exzentrizität (Abb. 3.3). Die Abb. 3.4 zeigt die Verteilung der PSF-Häufigkeit über die getesteten Sprungamplituden für jede einzelne Versuchsperson. In beiden Bildern ist die Geschwindigkeit 3 bzw 6 Grad/sec. Entsprechende Ergebnisse wurden bei anderen Geschwindigkeiten des Reizpunktes erhalten.

3.2 Latenz der präsakkadischen Augenfolgebewegungen

Außer den Sprung-Rampen-Antworten des Auges wurden bei jeder Versuchsperson 150 Rampenantworten (Folgebewegungen) und 150 Stufenantworten (Sakkaden) abgeleitet.

Die Latenz des sakkadischen Systems liegt im Bereich von 150 bis 200 msec (Rashbass, 1961; Robinson, 1964; Frost und

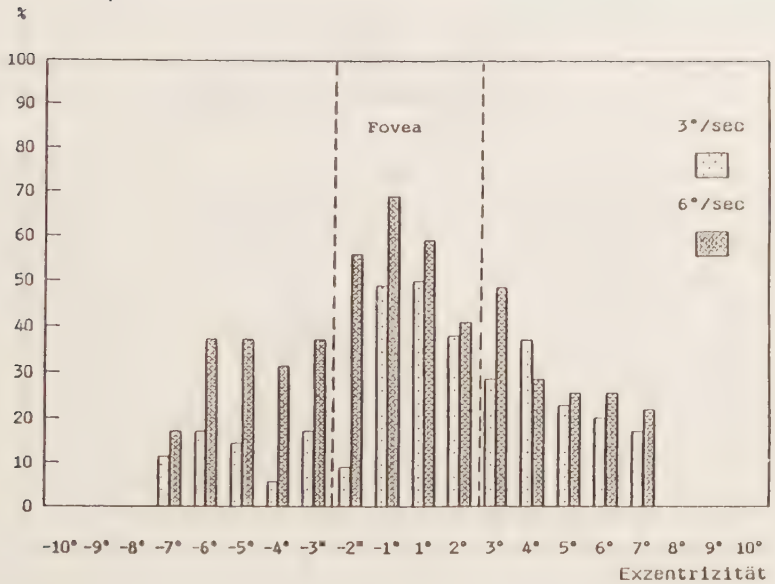


Abb.3.3: Verteilung der präakkadischen Folgebewegungen sämtlicher Versuchspersonen für zwei Geschwindigkeiten (3 und 6 Grad/sec). Die gestrichelten Linien zeigen den fovealen Bereich an, innerhalb dessen die Häufigkeit der PSFen wesentlich höher ist. Positiven Zahlen sind Sprünge nach rechts, negative Zahlen nach links.

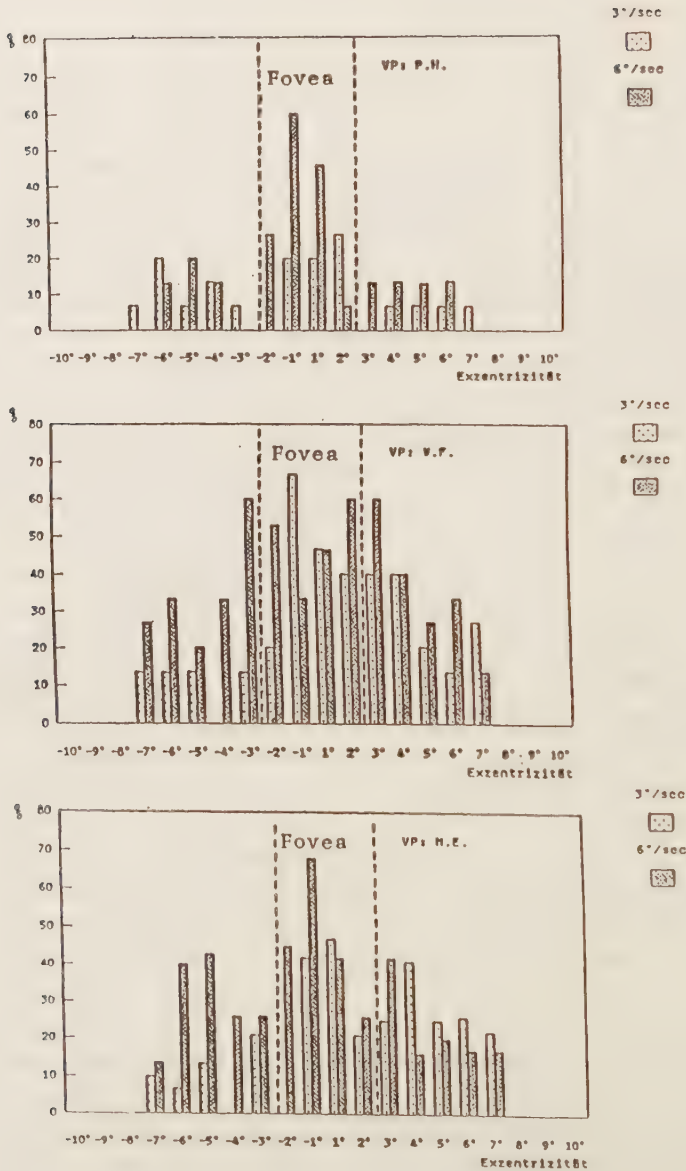


Abb.3.4: Die Verteilung der PSFs bei den getesteten Amplituden für die drei Versuchspersonen.

Pöppel, 1976). Die eigenen Daten ergaben für das sakkadische System eine Latenz von 220 msec (± 43) mit einem Modus von 215 msec. Die Latenz für die Folgebewegungen ist wesentlich kürzer und beträgt etwa 125 msec (Robinson, 1965) bis 140 msec (Rashbass, 1961). Die aus den eigenen Daten errechnete Latenz betrug 158 msec (± 47) mit einem Modus von 135 msec. Die errechneten Latenzen stimmen etwa mit den von anderen angegebenen Werten überein.

Anders verhält es sich jedoch bei den Latenzen der Sprung-Rampen-Antwort. Hier unterscheiden sich die Reaktionszeiten, und zwar je nachdem, ob eine prä-sakkadische Folgebewegung auftritt oder nicht. Bei Bewegungen, bei denen die erste Reaktion des Auges eine Sakkade ist, beträgt die Latenz 201 msec (± 37) mit einem Modus von 185 msec. Dieser Wert entspricht etwa der Latenz des sakkadischen Systems. Die Zunahme der Latenz verglichen mit der des Folgebewegungssystems beträgt 37% (es werden die Modi verglichen).

Deutlich geringer (7.5%) ist die Latenzzunahme bei den Antworten, bei denen das okulomotorische System zunächst mit einer Folgebewegung reagiert. Im letzteren Fall beträgt die Latenz 167 msec (± 50) mit einem Modus von 145 msec. Abbildung 3.5 zeigt die Latenzverteilungen über sämtliche Daten für Sakkaden, Folgebewegungen und Sprung-Rampen-Antworten. Die Latenzenverteilungen für zwei einzelne Versuchspersonen (M.E. und P.H.) ist in Abbildung 3.6 und 3.7 dargestellt. Für die VP M.E. ergibt sich eine Latenz für die "ohne PSF" Bedingung von 193 msec (± 41) bzw. 168 msec (± 40) mit einem Modus in beiden Fällen von 185 msec (Abb. 3.6). Für die VP P.H. ist die Latenz für den ersten Fall "ohne PSF" 196 msec (± 33) und für den zweiten Fall "mit PSF" 207 msec (± 20), mit einem Modus von 205 bzw. 215 msec (Abb. 3.7).

Die Reaktionszeiten zeigen ausserdem einen Unterschied, je nachdem, ob die Sprung-Rampen-Bewegung des Reizes von der



Abb.3.5: Latenzverteilungen der Messungen von allen Versuchspersonen für Sakkaden, Folgebewegungen und Sprungrampenantworten (links). Rechts: Einzelbeispiele der links in Histogramm-Form zusammengefaßten Daten. MW: Mittelwert, SD: S. Abweichung, NO: Modus

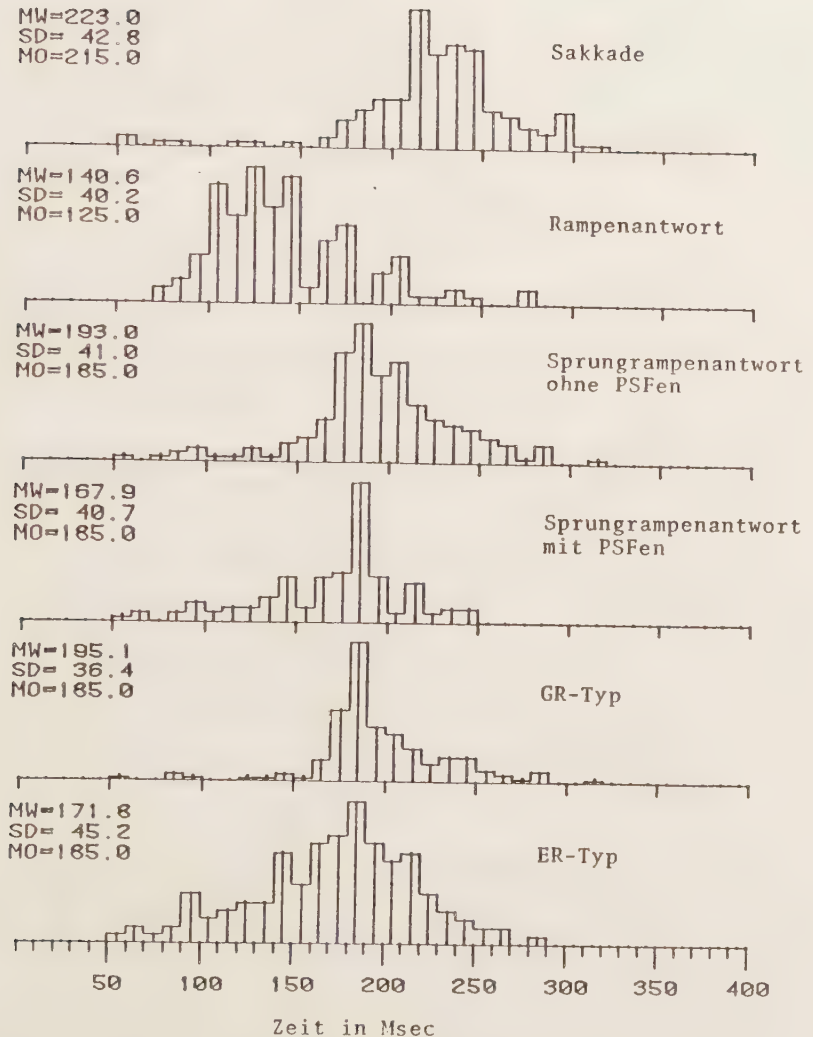


Abb.3.6: Latenzverteilung für Sakkaden, Folgebewegungen und Sprungrampenantworten bei der Versuchsperson H.E. MW: Mittelwert, SD: Standard Abweichung, MO: Modalwert.

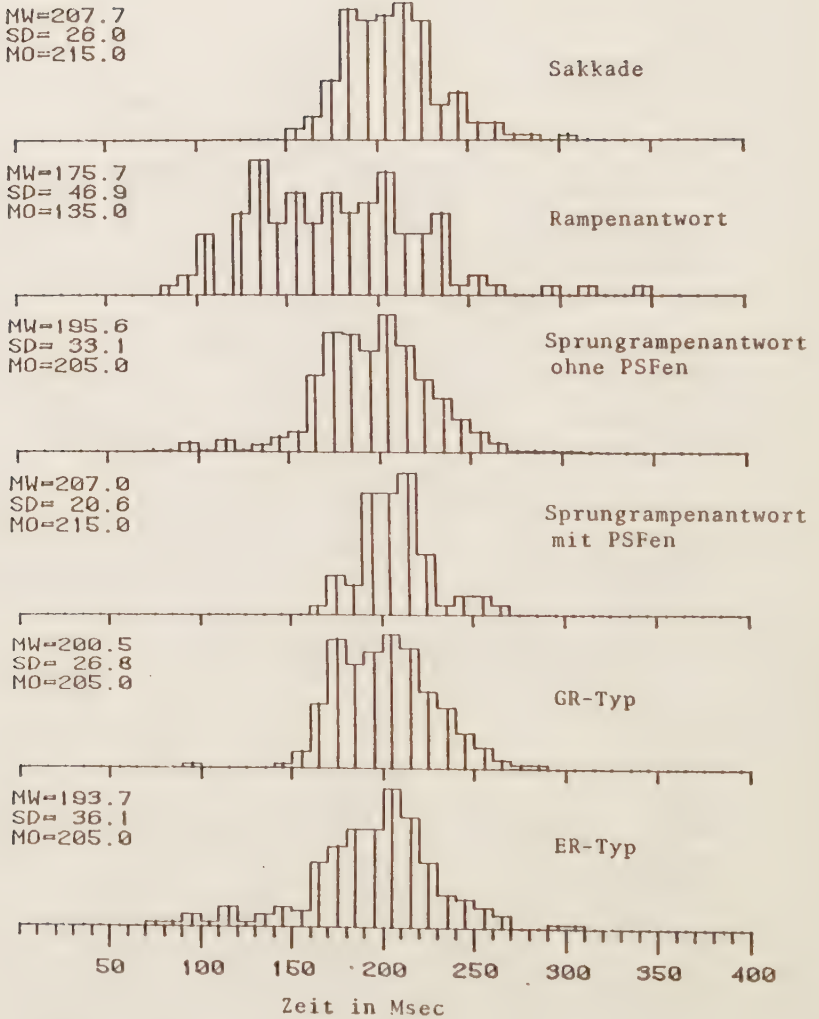


Abb.3.7: Latenzverteilung für Sakkaden, Folgebewegungen und Sprungrampenantworten bei der Versuchsperson P.H. MW: Mittelwert, SD: Standard Abweichung, MO: Modalwert.

GR- oder der ER-Art ist. Wenn der Lichtpunkt sich von der Peripherie her in die Fovea hineinbewegt, wie es bei der ER-Bewegung der Fall ist, ist die durchschnittliche Reaktionszeit der ausgelösten Bewegung kürzer (185 msec), als wenn sich der Lichtpunkt von der Fovea wegbewegt (205 msec).

3.3 Geschwindigkeit der prä-sakkadischen Augenfolgebewegungen

Bei einer Folgebewegung, die von einer Rampenbewegung des Lichtreizes ausgelöst wird, beobachtet man meist innerhalb der ersten 100-120 msec eine Beschleunigung des Auges, wobei etwa 60% der Geschwindigkeit des Lichtreizes erreicht wird, bevor eine Sakkade die Folgebewegung unterbricht (siehe auch Kap. 1.6.1). Diese, im folgenden "Geschwindigkeit" genannte Endgeschwindigkeit der prä-sakkadischen Folgebewegung (siehe Abb. 3.14; A, B: e) wurde sowohl für die Rampenantwort als auch für die Sprung-Rampen-Antwort des okulomotorischen Systems mit der Lichtpunktgeschwindigkeit in Beziehung gesetzt.

Abbildung 3.8 zeigt den Zusammenhang zwischen der Endgeschwindigkeit von prä-sakkadischen Folgebewegungen und der Geschwindigkeit des Lichtreizes. In diesem Beispiel wurden die Werte der zwei Versuchspersonen (P. H. und M. E.) zusammengefaßt. Nach Konvention wurden Sprünge nach rechts und Bewegungen von links nach rechts durch positive, und Sprünge nach links sowie Bewegungen von rechts nach links durch negative Zahlen bezeichnet. Man sieht in Abbildung 3.8.A, daß bei dieser Sprungamplitude (4 Grad) das Auge bis zur Lichtpunktgeschwindigkeit von 6°/sec häufiger kontroverse prä-sakkadische Folge-

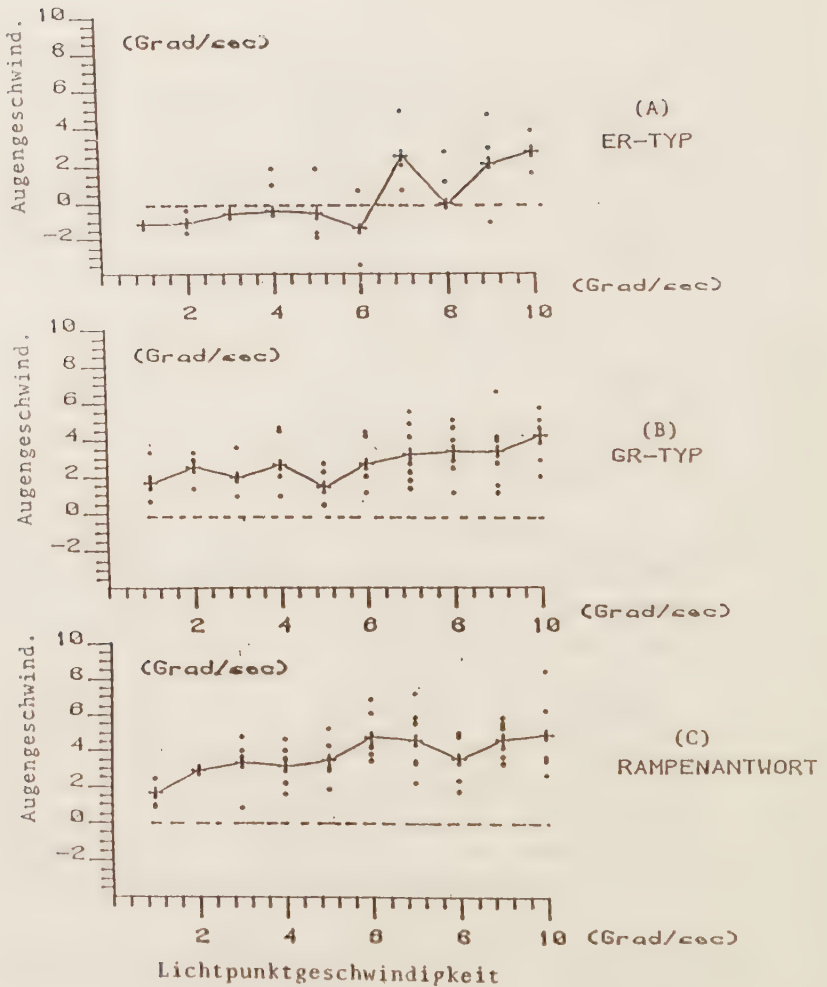


Abb.3.8: Geschwindigkeit der prä-sakkadischen Folgebewegungen gegen Lichtpunktgeschwindigkeit bei der ER-Sprungrampenantwort (A) und der GR-Sprungrampenantwort (B) für eine Sprungamplitude von 4 Grad. Daten von zwei Versuchspersonen (P.H und M.E). C: PSFen bei der Rampenantwort (gleiche Versuchspersonen).

bewegungen ausführt, nämlich in die Sprung- und nicht in die Bewegungsrichtung; daraus definiert sich die negative Augengeschwindigkeit. Bei Sprungamplituden kleiner als 3 Grad wurden solche kontroversen PSFen selten beobachtet.

Der Quotient aus Augengeschwindigkeit und Lichtpunktgeschwindigkeit ergibt den Verstärkungsfaktor (Gain) des Folgebewegungssystems. Dieser Quotient wurde jeweils durch eine Regressionsanalyse errechnet. Über alle Messungen beträgt der Gain bei der reinen Rampenantwort 0.62, bei der GR-Sprungrampenantwort 0.26 und bei der ER-Sprungrampenantwort 0.29.

Bei der Rampenantwort in Abbildung 3.8 C beträgt der Gain der PSF für die zwei Vpn 0.46. Bei der GR-Sprungrampenantwort beträgt er 0.32 und bei der ER-Antwort 0.19. Im letzten Fall wurde nur jener Teil berücksichtigt, bei dem keine gegensinnigen Augenbewegungen auftraten.

Bei der Vp W.F. ergab sich keine Abhängigkeit der PSF-Geschwindigkeit von der Lichtpunktgeschwindigkeit, und zwar weder für die ER als auch für die GR Sprung-Rampen-Antwort (Abb. 3.9 B). Bei der gleichen Vp bestand jedoch ein normaler Zusammenhang zwischen Augen- und Lichtreizgeschwindigkeit (durchschnittlicher Gain 0.54).

Um einen Einfluß der Sprungamplitude auf die PSF-Geschwindigkeit zu überprüfen, wurde die PSF-Geschwindigkeit auch als Funktion der Sprungamplitude untersucht. Die Abbildung 3.10 zeigt diesen Zusammenhang zwischen der Geschwindigkeit der prä-sakkadischen Folgebewegung und der Sprungamplitude. Die Lichtreizgeschwindigkeit war in diesen Fällen 3°/sec (A) und 6°/sec (B). Man sieht, daß bei dem kleinsten Sprung (1°) sich die durchschnittliche Geschwindigkeit des Auges der des Lichtpunktes nähert, während bei den größeren

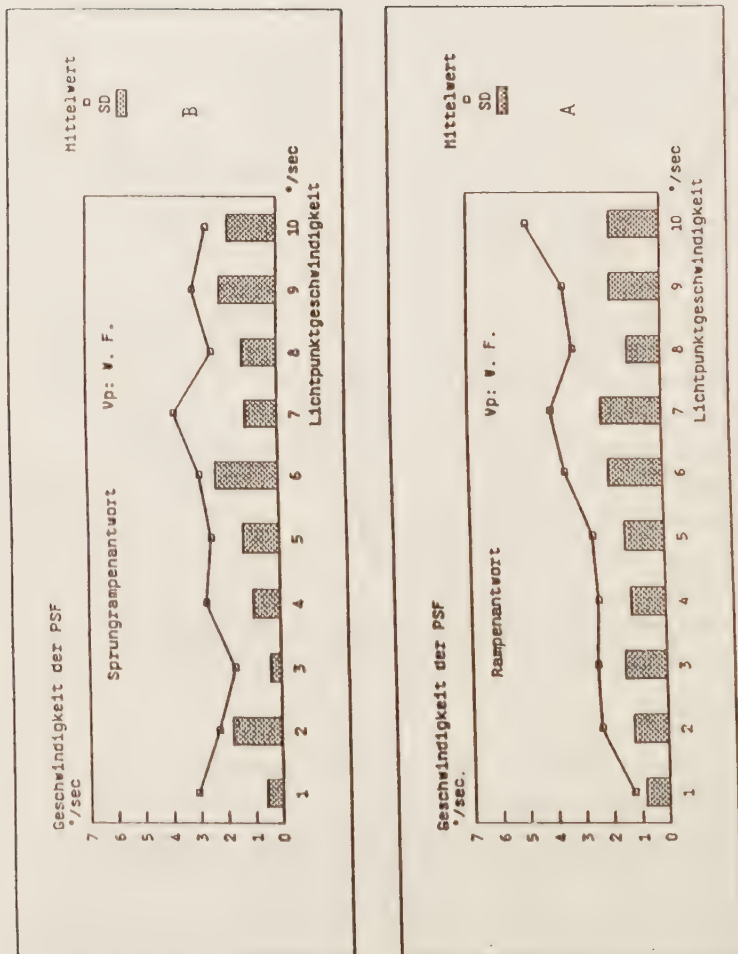


Abb.3.9: Geschwindigkeit der präakkadischen Folgebewegungen als Funktion der Lichtpunktgeschwindigkeit: A. Bei der Sprungrampenantwort (ER und GR); B. Bei der Rampenantwort. Sprungamplitude in beiden Fällen: 4 Grad. (Vp:W.F)

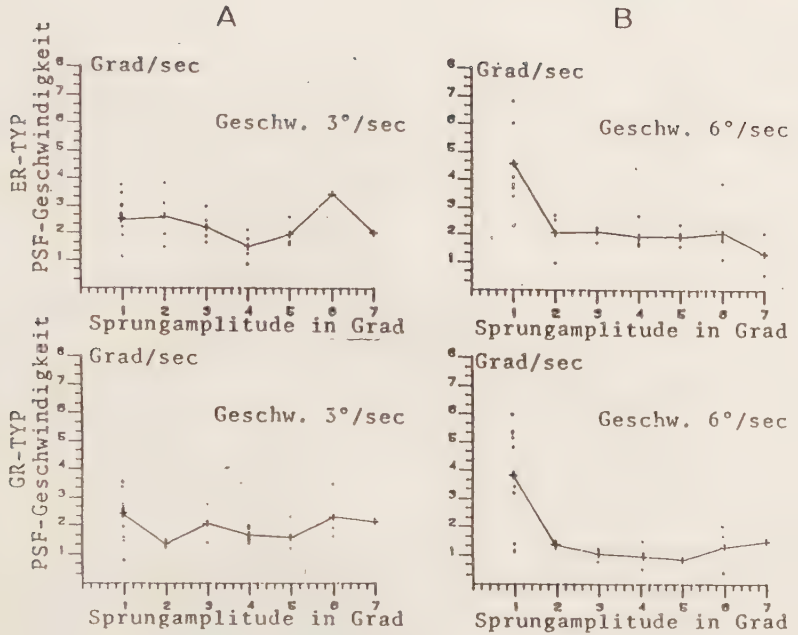


Abb.3.10: Geschwindigkeit der prä-sakkadischen Folgebewegungen gegen Sprungamplitude bei einer Lichtreizgeschwindigkeit von 3 bzw 6 Grad pro Sekunde. Oben: Für die ER-Sprungrampenantwort. Unten: Für die GR-Sprungrampenantwort des Auges. Daten von der Versuchsperson M.E.

Sprungamplituden die durchschnittliche Geschwindigkeit konstant bleibt. Das galt sowohl für die GR- als auch für die ER- prä-sakkadischen Folgebewegungen. Bei anderen Geschwindigkeiten des Reizpunktes wurde ähnliches festgestellt.

Daraus ergibt sich, daß zwischen der Geschwindigkeit der PSFen und der Reizgeschwindigkeit keine oder eine nur sehr geringe Beziehung besteht. Ebenso besteht offensichtlich kein Zusammenhang zwischen der Sprungamplitude und der Geschwindigkeit der PSFen.

3.4 Dauer der prä-sakkadischen Augenfolgebewegungen

Die durchschnittliche Dauer der PSFen beträgt 98 msec (Modalwert 115 msec) für die Rampenantwort und 84 msec für die Sprungrampenantwort (Modalwert 75 msec) (siehe auch Abb. 3.11).

Die Dauer der PSFen ist unabhängig von der Sprungamplitude (Abb. 3.12) und von der Lichtreizgeschwindigkeit (Abb. 3.13). Das heißt, daß der Zeitpunkt, zu dem die Sakkade ausgeführt wird, unabhängig ist von dem auftretenden Positionsfehler und der Geschwindigkeit der Änderung dieses Positionsfehlers.

3.5 Postsakkadische Augenfolgebewegungen

Bei einer einfachen Rampenbewegung treten im wesentlichen zwei Reaktionen des Auges auf, die das Verfolgen des Lichtreizes mit der gleichen Geschwindigkeit ermöglichen: Entweder springt nach einer ersten Sakkade das Auge sofort auf den Lichtpunkt, oder es wird, falls die erste Sakkade zu

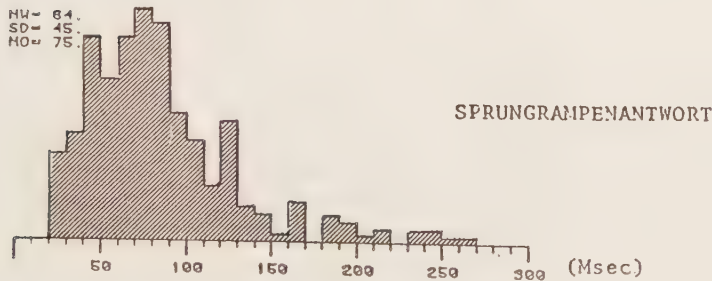
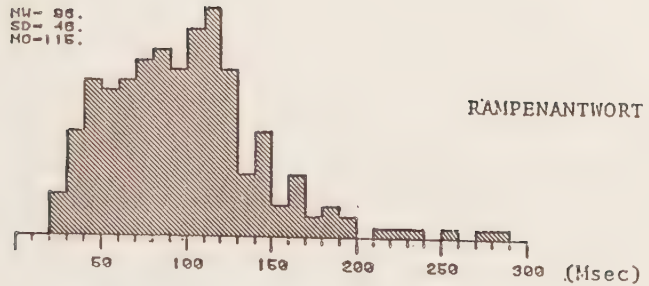


Abb.3.11: Dauer der prä-sakkadischen Folgebewegungen (Zeitspanne zwischen Start der Bewegung und Beginn der Sakkade) für die Sprungrampen- und Rampenantwort des okulomotorischen Systems. MW: Mittelwert, SD: Standard Abweichung, MO: Modalwert.

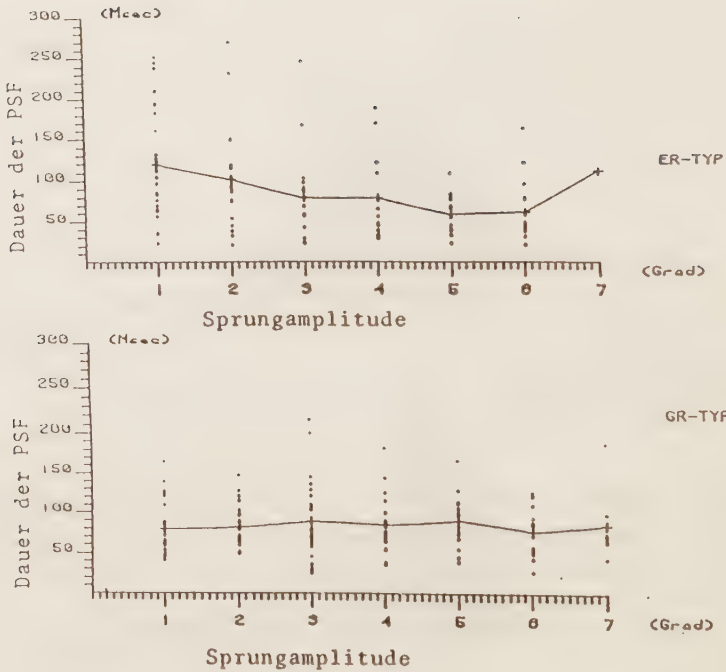


Abb.3.12: Dauer der präakkadischen Folgebewegungen als Funktion der Sprungamplitude für eine Geschwindigkeit von 6 Grad pro Sekunde.

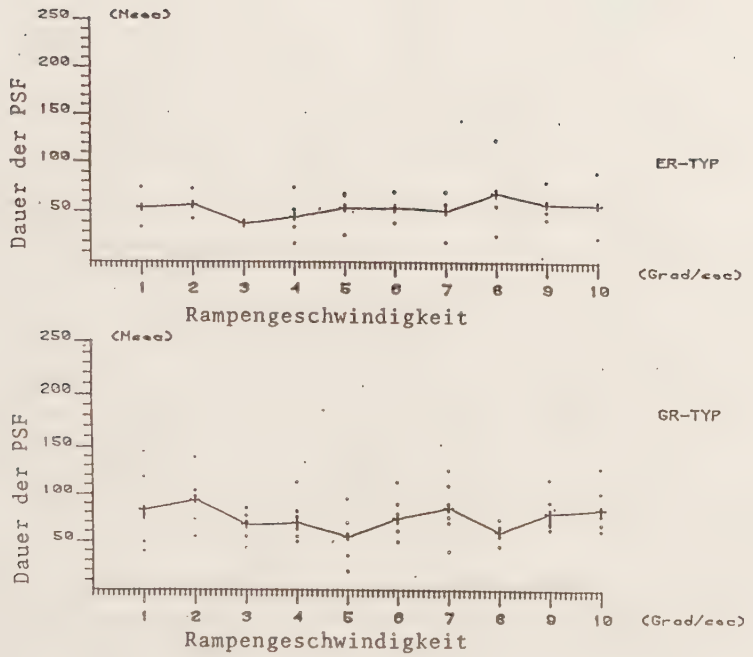


Abb.3.13: Dauer der prä-sakkadischen Folgebewegungen als Funktion der Rampengeschwindigkeit bei einer Sprungamplitude von 4 Grad.

kurz ausfällt, der verbleibende Restfehler (Abb.3.14 A:s) nicht durch eine Korrektursakkade, sondern durch überschießende Geschwindigkeit ausgeglichen. In beiden Fällen beginnt die Bewegung des Auges ohne Latenzzeit nach Beendigung der Sakkade.

Dies trifft nicht immer für die Sprungrampenantwort des Auges zu. Hierbei treten üblicherweise entweder überschießende Sakkaden (Abb.3.14 B:s) mit oszillatorischen Korrekturbewegungen vor dem Einstellen der Folgebewegung auf, oder die postsakkadischen Folgebewegungen beginnen nach einer kurzen Latenzzeit (etwa 10 msec). Abbildung 3.14 B veranschaulicht die Latenz der postsakkadischen Folgebewegungen (Zeitbereich L) und den Positionsfehler am Ende der Sakkade (Bereich s). Die Häufigkeitsverteilung der Latenzen kann man aus der Abbildung 3.15 ersehen. Diese Latenz liegt nur im Bereich von 10 msec, wenn die Sprungamplitude nicht größer als 7 Grad Sehwinkel ist. Bei größeren Sprungamplituden erhöht sich die Latenzzeit etwa auf das Zehnfache, wie aus Abbildung 3.16 ersichtlich wird.

In diesem Bereich von 7 Grad Exzentrizität wurde die Abhängigkeit der Geschwindigkeit der postsakkadischen Folgebewegungen von der Lichtpunktgeschwindigkeit untersucht. Abbildung 3.17 zeigt, daß sich die Geschwindigkeit der postsakkadischen Folgebewegungen proportional zu der Lichtpunktgeschwindigkeit verhält. Der Verstärkungsfaktor (Gain) ist in diesem Falle größer als 0.8. Ferner wird der Gain der Geschwindigkeit bei größeren Sprungamplituden (über 12 Grad) wesentlich kleiner im Gegensatz zu den kleineren Sprungamplituden oder den Rampenantworten. Dies ist in Abbildung 3.18 veranschaulicht.

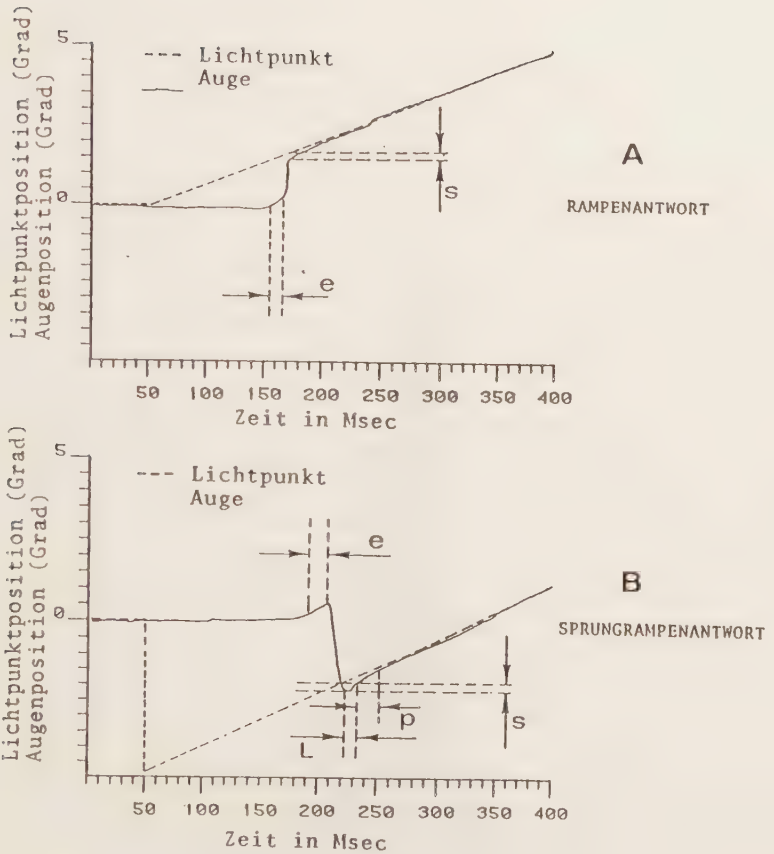


Abb.3.14: Veranschaulichung der berechneten Geschwindigkeiten. Als Geschwindigkeit der prä-sakkadischen Folgebewegungen wurde die Steigung (durch Regressionsanalyse ausgerechnet) der Kurve, die der Augenposition entspricht, im Zeitbereich (e), und als Geschwindigkeit der post-sakkadischen Folgebewegungen die Steigung der Kurve im Zeitbereich (p) definiert. (L) zeigt die "Latenzzeit" der postsakkadischen Folgebewegungen und (s) den Positionsfehler am Ende der ersten Sakkade.

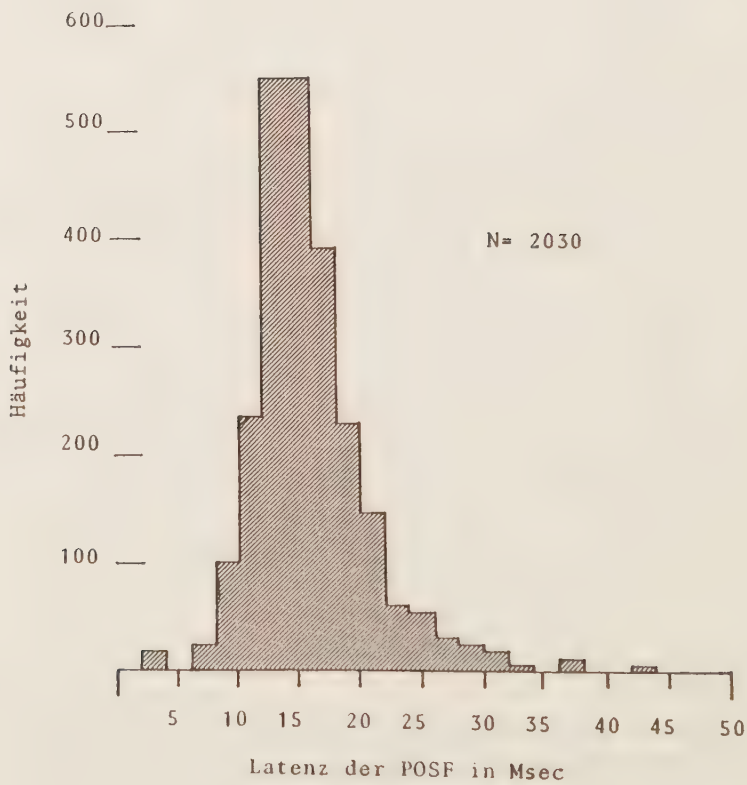


Abb.3.15: Verteilung der "Latenzen" der postsakkadischen Folgebewegungen bis zu einer Exzentrizität von 7 Grad (s. Text).

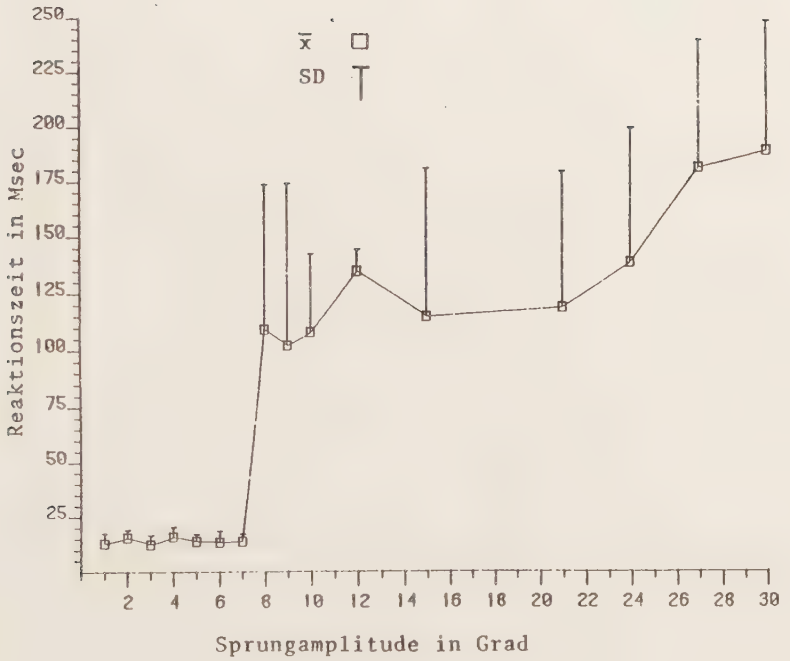


Abb.3.16: Latenzverhalten der postsakkadischen Folgebewegungen bei verschiedenen Exzentritäten (Sprungamplituden). Daten von der Versuchsperson H.E.

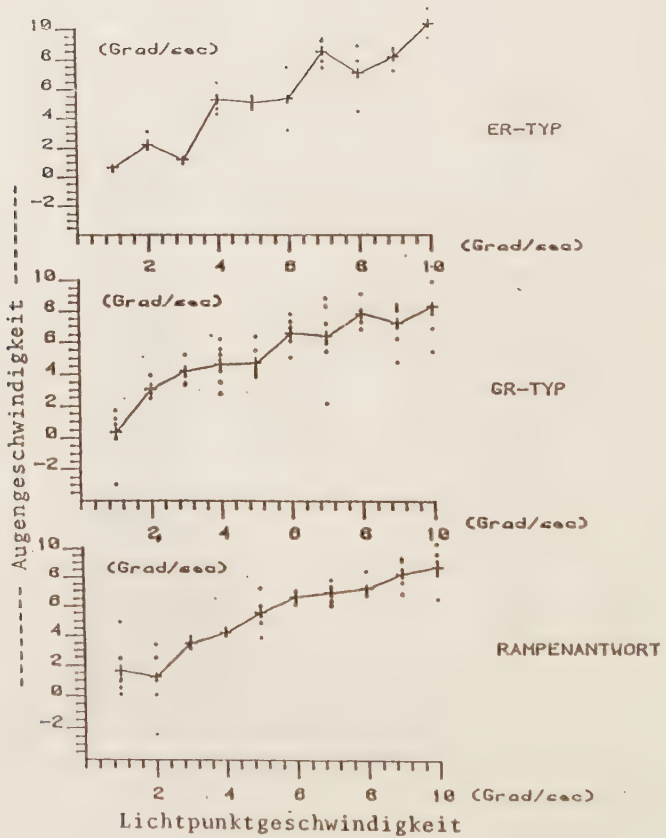


Abb.3.17: Geschwindigkeit der postsakkadischen Folgebewegungen als Funktion der Lichtpunktgeschwindigkeit. Die Daten (von sämtlichen Versuchspersonen) wurden über alle Sprungamplituden von 1 bis 7 Grad gemittelt.

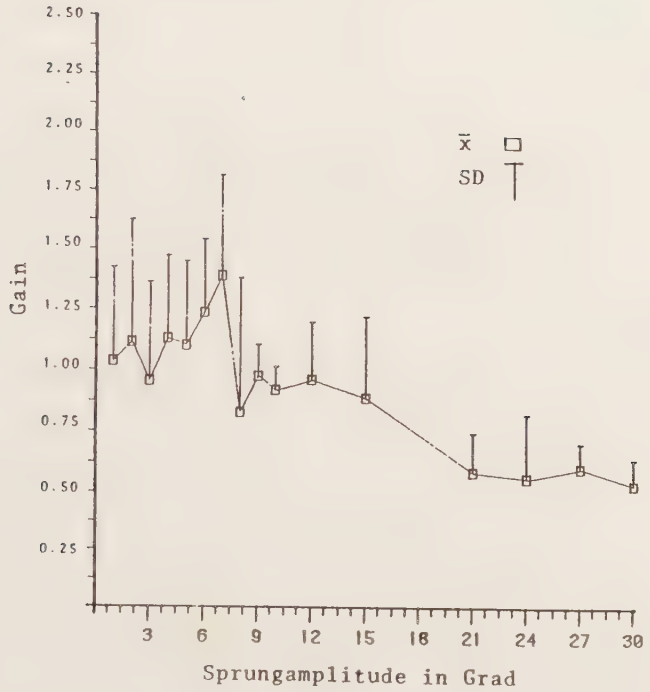


Abb.3.18: Verstärkungsfaktor (Gain) der Geschwindigkeit (Quotient aus Augen- und Lichtpunkt geschwindigkeit) bei verschiedenen Exzentrizitäten (Sprungamplituden). Daten von der Versuchsperson H.E.

3.6 Sprung-Rampen-Antwort bei wiederholtem, identischem Stimulus

Da die PSFen verhältnismäßig selten (30% der Fälle) auftraten, wurde im weiteren untersucht, ob die Häufigkeit der präsakadischen Folgebewegungen durch Wiederholung einer, bezüglich der Sprungamplitude und Rampengeschwindigkeit, identischen Stimulusbewegung erhöht werden könnte.

Die Wiederholung einer Sprungrampenbewegung zeigte keine deutliche Änderung der PSF-Häufigkeit. Bei den Versuchspersonen M. E. und W. F. wurde jedoch eine erhebliche Zunahme der PSF-Häufigkeit beobachtet, als Sprungrampenbewegungen nach etwa drei bis sechs Rampenbewegungen dargeboten wurden. In der Abbildung 3.19 sieht man die Reaktion des Auges auf eine Sprungrampenbewegung des Stimulus, die nach der Darbietung von jeweils 3, 6, 3 und 4 Rampenbewegungen des Lichtreizes registriert wurden. Nach den 5 folgenden Rampenbewegungen wurde eine stufenförmige Bewegung des Stimulus (Durchgang 23) dargeboten. Überraschenderweise führt das Auge auch in diesem Fall eine präsakadische Folgebewegung aus; es folgt dann eine Sakkade und anschließend tritt eine postsakkadische Folgebewegung auf, die erst nach etwa 100 msec von einer zweiten Sakkade unterbrochen wird. Ähnlich verhält es sich bei einer Reihenfolge von Stimulusbewegungen (Rampen und Sprungrampen), wobei nach einer größeren Zahl von Darbietungen der gleichen Rampengeschwindigkeit eine Sprungrampenbewegung folgt, die eine umgekehrte Sprung- und Rampenrichtung hat (Abb. 3.20).

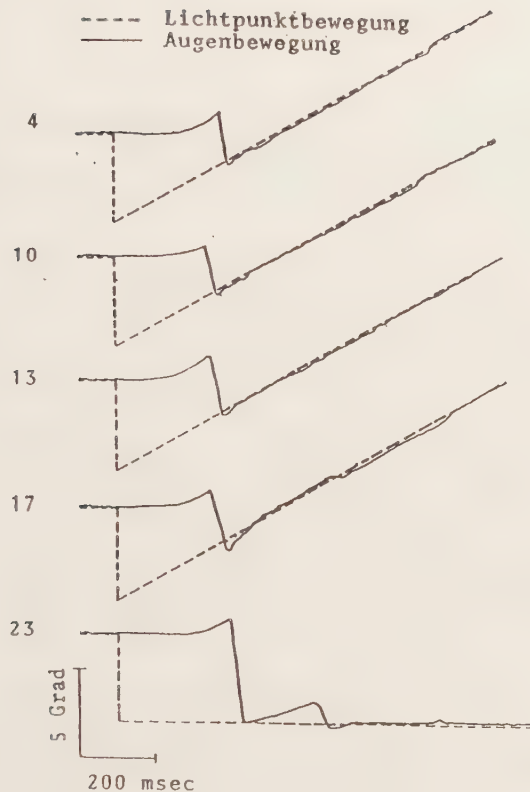


Abb.3.19: Sprungrampenantwort des okulomotorischen Systems bei wiederholtem identischem Rampenstimulus. Die Zahlangebe neben jeder Aufzeichnung der Augen- und Lichtpunktbe-
wegung gibt an, bei der wievielten Präsentation der Sprungrampenstimulus dargeboten wird. Bei allen anderen Darbietungen hat der Lichtreiz einfache Rampenbewegungen der gleichen Geschwindigkeit ausgeführt. Bei der dreiundzwanzigsten Prä-
sentation wurde die Versuchsperson einer einfachen stufenförmigen Bewegung des Lichtreizes ausgesetzt. Man kann sehen, daß die Vp auch hier mit einer prä- und postsakkadischen Augenbewegung reagiert.

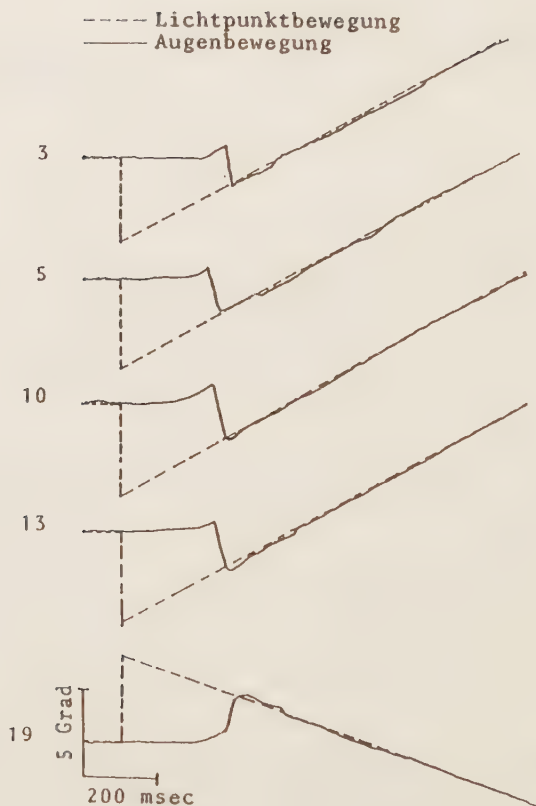


Abb.3.20: Wie Abbildung 3.19. Bei der neunzehnten Präsentation wird der Vp hier eine Sprungrampenbewegung des Lichtreizes dargeboten, die in der entgegengesetzten Richtung zu den vorher dargebotenen Rampenbewegungen verläuft. Auch hier führt die Vp eine präakkadische Folgebewegung aus, die sogar in entgegengesetzter Richtung zur Lichtreizbewegung erfolgt.

3.7 Präakkadische Folgebewegungen bei Fixation des Ausgangspunktes

Um zu untersuchen, ob präakkadische Augen-Folgebewegungen, die durch eine Sprungrampenbewegung des Lichtreizes ausgelöst werden, willentlich unterdrückt werden können, wurde ein weiterer Versuch durchgeführt. Die Versuchsperson wurde angewiesen, bei einer Sprungrampenbewegung des Lichtreizes den Lichtpunkt nicht zu verfolgen, sondern zu versuchen, die Augen in der Ausgangsstellung zu halten. Wie bei den Versuchen zuvor erfolgte die Reizdarbietung vor homogenem Hintergrund. Die Geschwindigkeit des Lichtpunktes betrug 5 Grad/Sekunde. Es wurden fünf verschiedene Versuchsbedingungen vorgegeben:

- a) Ein kleiner (0.25 Grad) heller Lichtpunkt im abgedunkelten Raum (Abb.3.21:1,2)
- b) Ein Lichtpunkt gleichen Durchmessers im hellen Raum (Abb.3.21:3)
- c) Ein Lichtpunkt großen Durchmessers (etwa 8 Grad) im abgedunkelten Raum (Abb.3.21:4)
- d) Ein Lichtpunkt gleichen Durchmessers im hellen Raum (Abb.3.21:5)
- e) Ein Lichtpunkt kleinen Durchmessers, der eine stufenförmige Bewegung ausführte (Abb.3.21:6).

Hier zeigte sich, daß im abgedunkelten Raum ein Beibehalten der Augenstellung in der Ausgangsposition nicht möglich war, unabhängig vom Durchmesser des Lichtpunktes. In jedem Fall folgten die Augen dem Lichtpunkt. Im hellen Raum dagegen konnte die Versuchsperson die Augen in der Ausgangsstellung halten. Bei einfachen Sprunghbewegungen des Lichtreizes werden ebenfalls weder im abgedunkelten noch im hellen Raum Mitbewegungen der Augen beobachtet.

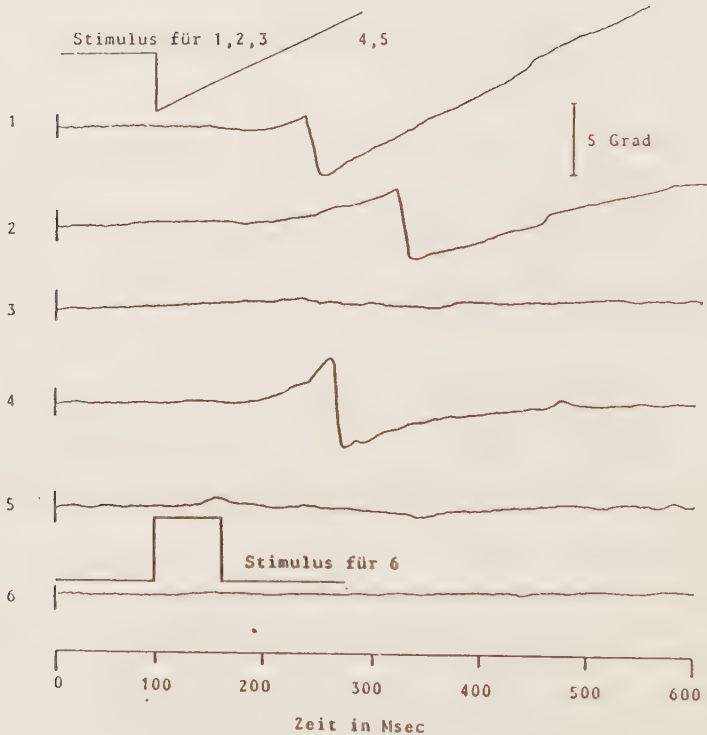


Abb.3.21: Verhalten des okulomotorischen Systems bei Sprungrampen- (1-5) bzw Stufenbewegungen (6) des Lichtreizes während versuchten Festhaltens der Augen in der Ausgangsposition. In (1) verfolgt die Vp den Lichtpunkt mit den Augen. In (2-6) hielt die Vp die Augen in der Ausgangsstellung. Die Kurven 2, 4 und 6 wurden im Dunkeln, die Kurven 3 und 5 im Hellen registriert (Erläuterung siehe Text).

Abbildung 3.21 veranschaulicht die einzelnen Kurvenverläufe während der verschiedenen Versuchsbedingungen, wobei Kurve 1, bei der die Versuchsperson den Lichtreiz mit den Augen verfolgte, als Referenz diente: Sowohl Kurve 2 (kleiner Lichtpunkt) wie Kurve 4 (großer Lichtpunkt) zeigen, daß das willentliche Festhalten der Augen in der Ausgangsstellung im abgedunkelten Raum nicht möglich war. Im Gegensatz dazu gelang dies aber der Vp im hellen Raum (Kurve 3: kleiner Lichtpunkt, Kurve 5: großer Lichtpunkt) sowohl bei einem Sprung-Rampen-Stimulus, als auch bei einfachen Sprungbewegungen des Lichtreizes (Kurve 6).

4. Diskussion

4.1 Allgemeine Bemerkungen über die Sprungrampenbewegung des Lichtreizes

Das Paradigma der Sprungrampen-Reizbewegung zur Untersuchung von Augenbewegungen wurde 1961 von Rashbass in die Okulomotorik-Forschung eingeführt. Ihn interessierte, ob das Folgebewegungssystem durch die Position oder durch die Bewegung des Lichtreizes aktiviert wird. Dazu verwendete er als Reiz einen Lichtpunkt der eine Sprungrampenbewegung ausfuhrte, wobei Sprung- und Rampenbewegung in entgegengesetzter Richtung ausgelöst wurden. Fender (1962) wiederholte den Versuch von Rashbass unter offenen Regelkreisbedingungen ("open-loop") und kam übereinstimmend mit ihm zu dem Ergebnis, daß der adäquate Reiz für die Folgebewegungen die Geschwindigkeit des Lichtpunktes sei.

Bei Verwendung dieser speziellen Reizkonfiguration ergeben sich allerdings gewisse Schwierigkeiten für die Interpretation, da durch Vorgabe eines Positions- und Bewegungsreizes zwei verschiedene okulomotorische Teilsysteme, nämlich das sakkadische und das Folgebewegungssystem gleichzeitig aktiviert werden, sodaß keine eindeutige Aussage über eines der beiden Systeme möglich ist. Bei der Sprungrampenbewegung wird beispielsweise eine Sakkade ausgelöst, die das Auge genau auf den sich bewegenden Lichtpunkt bringt. Da im sakkadischen System die Entscheidung für die Sakkade und somit für ihre Amplitude bereits etwa 100 msec vor ihrer Ausführung getroffen wird (siehe auch Kornhuber, 1971), mußte bei alleiniger Verarbeitung der Position des Reizes das Auge den Lichtpunkt durch die entstehende zeitliche Verzögerung verfehlen. Da dies aber nicht der Fall ist, gäbe es einerseits die Möglichkeit, daß das sakkadische System bei

der Programmierung der Sakkade auch die Geschwindigkeit des Lichtpunktes mitberücksichtigt (Robinson, 1965) oder andererseits, daß das sakkadische System noch im letzten Augenblick vor Ausführung der Sakkade die Positions-information berücksichtigen kann (Heywood und Churcher, 1981).

Als dritte Möglichkeit für die Erklärung der Präzision der Sakkade bei einer Sprungrampenbewegung des Reizes kann man meines Erachtens nicht ausschließen, daß eine Interaktion im Sinne einer additiven Wirkung zwischen dem sakkadischen und Folgebewegungssystem stattfindet. Zur Untersuchung der Interaktion dieser beiden Systeme eignet sich die verwendete Reizkonfiguration durchaus, nicht dagegen als Methode für die Definition des adäquaten Reizes für das eine oder das andere System.

Rashbass (1961) beispielsweise nahm an, daß der adäquate Reiz für Folgebewegungen die Geschwindigkeit des Lichtpunktes sei, da die erste Reaktion des Auges bei dieser Reizkonfiguration eine kurze Folgebewegung war, die der Position des Lichtpunktes entgegenlief, aber mit der Richtung der Rampen-Bewegung übereinstimmte. In meinen Versuchen war es aber nicht möglich, diese prä-sakkadischen Folgebewegungen bei den jeweils ersten Sitzungen festzustellen. Sie traten erst dann auf, wenn die Vpn mit der Reizkonfiguration vertraut waren, so daß für ihre Auslösung ein Lerneffekt in Betracht gezogen werden muß (siehe auch Kapitel 4.4).

4.2 Latenzverhalten des okulomotorischen Systems

Um die Initiierung und Kontrolle von visuell ausgelösten Augenbewegungen zu verstehen, ist unter anderem auch die Untersuchung jener Vorgänge erforderlich, die in der Zeit

zwischen der sensorischen Information über die Blickänderung und dem tatsächlichen Beginn der Augenbewegung liegen. Diese Zeit, die Latenzzeit also, setzt sich aus der sensorischen afferenten Latenz, der efferenten motorischen Latenz, und einer "Entscheidungsperiode" zusammen, in der bestimmt wird, welche Art von Augenbewegung (Dodge, 1903) initiiert wird. Die Einschaltung einer solchen Entscheidungsperiode ist besonders bei komplizierteren Bewegungsformen des Auges zu vermuten. Ausgehend von diesen Überlegungen wird im folgenden und in Kapitel 4.3 das Latenzverhalten des okulomotorischen Systems erörtert.

Wenn ein stationäres Objekt, das von einer Versuchsperson fixiert wird, sich plötzlich zu bewegen beginnt, reagiert das Auge nach einer Zeitspanne von 125 bis 150 msec mit einer gleitenden Folgebewegung (Rashbass, 1961; Robinson, 1965). Diese Reaktionszeit ist bei einer stufenförmigen Bewegung des Sehobjektes wesentlich grösser und beträgt 200 bis 250 msec (Westheimer, 1954a; Rashbass, 1961; Robinson, 1964). Bei den in der vorliegenden Arbeit erhobenen Daten beträgt die Latenzzeit des Folgebewegungssystems durchschnittlich 158 msec und des sakkadischen Systems 220 msec. Diese Werte stimmen also mit den in der Literatur angegebenen Werten überein.

Die Häufigkeitsverteilung der Reaktionszeiten für die Folgebewegungen zeigt eine ausgeprägte Mehrgipfigkeit, was meines Wissens bisher noch nicht beschrieben wurde. Multimodalität in Häufigkeitsverteilungen bei visuellen oder auditorischen Reaktionszeiten wurde bereits 1968 von Harter und White und gleichzeitig von Pöppel (1968) beschrieben, die auch verschiedene Modelle vorschlugen, die zur Deutung dieser Mehrgipfigkeit herangezogen werden können. Frost und Pöppel (1976) fanden multimodale Häufigkeitsverteilungen für die Latenzen des sakkadischen

Systems mit einem intermodalen Abstand von 30 bis 40 msec und Fuchs (1967) zeigte, daß bei Latenzverteilungen, die auf einer großen Zahl von Daten beruhen, wenigstens drei Histogrammgipfel auftreten, die 30 bis 40 msec auseinander liegen.

Der intermodale Abstand meiner Daten betrug ebenfalls durchschnittlich 30 msec (26-40) (siehe Abbildungen 3.5, 3.6, 3.7), während für die Sakkaden die Häufigkeitsverteilungen allerdings keine deutliche Multimodalität aufwiesen.

In Übereinstimmung mit der Auffassung von Pöppel (1968) und Frost und Pöppel (1976) wird hier angenommen, daß auch bei den Folgebewegungen durch jeden Einzelreiz, in diesem Falle die Verschiebung des retinalen Bildes, ein oszillatorischer Prozess angestoßen oder unmittelbar in eine bestimmte Phase gebracht wird. Der intermodale Abstand von 30 bis 40 msec legt einen oszillatorischen Prozess mit Frequenz von etwa 30 Hz nahe. Bestünde ein vom Reiz unabhängiger, kontinuierlicher oszillatorischer Prozess, würden auf Grund der randomisierten Zeitabstände zwischen den Reizdarbietungen die Stimuli in allen Phasen auftreten, und es könnten somit bei den Reaktionszeiten keine multimodalen Verteilungen entstehen.

Entgegen dieser Ansicht, die eine multimodale Verteilung der Reaktionszeiten auf die algorithmischen Eigenschaften der Informationsverarbeitung im visuellen System zurückführt, steht eine anatomisch-physiologische Interpretation, die aber hauptsächlich für das sakkadische System vorgeschlagen wurde. Es wurde vermutet, daß eine Bimodalität bei den Häufigkeitsverteilungen der Sakkadenlatenzen durch Aktivierung unterschiedlicher neuronaler Strukturen entstünde. Frontales Augenfeld (Area 8 nach Brodmann, 1909) und Colliculus superior sind zwei Struk-

turen, die sich unmittelbar an der Generierung einer Sakkade bei Primaten beteiligen (Schiller, True und Conway, 1980; Wurtz und Goldberg, 1972a). Bei Läsionen im Colliculus superior fanden Wurtz und Goldberg (1972b) eine Zunahme von 100-200 msec in den Latenzen der Sakkaden. Dies weist darauf hin, daß die längeren Latenzen auf kortikal kontrollierte Sakkaden zurückzuführen sind. Wurtz und Mohler (1976) und Boch und Fischer (1983) zeigten darüberhinaus, daß im Gyrus praelunatus von *Macaca mulatta* Zellen bereits dann aktiviert werden, wenn das Tier seine Aufmerksamkeit auf einen im Gesichtsfeld vorhandenen Reiz gerichtet hat. Überlappt sich diese "Entscheidungsphase" mit der visuellen Reaktionszeit (80 msec für die "on-Response"), können Sakkaden nach einer Latenz von nur 75 msec ausgeführt werden.

Die von Boch und Fischer (1983) "Express-Sakkaden" genannten Ruckbewegungen des Auges könnten demnach Sakkaden sein, die nur über den Colliculus superior initiiert werden. Die zwei anatomischen Wege für die Auslösung einer Sakkade könnten jedoch nur zur Deutung einer bimodalen, nicht aber einer mehr als bimodalen Latenzverteilung herangezogen werden. Schließlich kommt eine solche Interpretation nur für das sakkadische System in Frage. Es wird deshalb angenommen, daß die Multimodalität der Latenz-Histogramme bei Folgebewegungen eine algorithmische, nicht eine anatomische Eigenschaft des okulomotorischen Systems widerspiegelt.

In der vorliegenden Arbeit ergaben sich unterschiedliche Latenzen für die Sprungrampenantwort des okulomotorischen Systems je nachdem, ob die erste Reaktion des Auges eine Sakkade oder eine Folgebewegung, das heißt eine prä-sakkadische Folgebewegung war. Robinson (1965) fand eine mittlere Latenz (Mittelwert von 10 Sprungrampenantworten) von 151 msec (± 19), die eine Zunahme der Latenz des

Folgebewegungssystem um 21 % anzeigt. Diese Zunahme weist nach Robinson darauf hin, daß der initiale Sprung des Lichtpunktes von dem okulomotorischen System nicht "übersehen" wird, selbst wenn die erste Reaktion des Auges eine Folgebewegung ist.

Aus meinen Daten ergab sich eine mittlere Latenz für die präakkadischen Folgebewegungen von 167 msec; dies entspricht einer Zunahme der Reaktionszeit von 6% gemittelt über alle Daten. Die Zunahme in der Latenz des Folgebewegungssystems zeigte große interindividuelle Unterschiede. Im Gegensatz dazu waren die Sakkadenlatenzen bei der Sprungrampenantwort um durchschnittlich 20 bis 40 msec kürzer, und wiesen einen relativ geringen Unterschied zwischen den verschiedenen Versuchspersonen auf.

Es scheint sinnvoll, die Zunahme der Latenzzeit der Folgebewegung auf eine längere "Entscheidungsperiode" auf Grund der komplexeren Reizbewegung zurückzuführen, als auf ein Mitberechnen des initialen Sprunges, wie es Robinson (1965) vorschlug. Wie im nächsten Kapitel hervorgehoben wird, ist die Geschwindigkeit der präakkadischen Folgebewegung unabhängig von der Richtung und der Amplitude des Sprunges, was ebenfalls nahelegt, daß die ausgelöste Folgebewegung die optische "Sprunginformation" nicht ausnützt.

Die kürzere Sakkadenlatenz der Sprungrampenantwort könnte man auch auf die Bewegungsinformation des Lichtpunktes zurückführen. Bei der Auslösung einer Sakkade durch die Darbietung eines exzentrischen Lichtreizes werden der retinale Positionsfehler (Abweichung des retinalen Bildes des Objektes von der Fovea) und die Augenposition bezüglich der Kopfkoordinaten berücksichtigt, um die Richtung und Amplitude der Sakkade zu programmieren (Hallet und Lightstone, 1976 a, b; Hays und Sparks, 1980 b; Sparks und

Porter, 1981; und Schiller und Sandell, 1983). Dieser Positionsfehler wird vom visuellen System topographisch kodiert, das heißt in der Erregung von Teilmengen der visuellen Rezeptoren zu einem bestimmten Zeitpunkt, und er wird topographisch zu den verschiedenen neuronalen Strukturen weitergeleitet (Illing und Wässle, 1981). Diese "Wo"-Information muß im okulomotorischen System in einer Modulation der Entladungsrate kodiert werden, bevor sie für die Steuerung der Augenmuskulatur verwendet wird (Robinson, 1970; Fuchs und Luschei, 1970, Henn und Cohen, 1976), was vermutlich zu der relativ großen Latenz des sakkadischen Systems führt.

Im Gegensatz zu der Positionsinformation wird die Bewegungsinformation bereits in einer "Wieviel"-Form kodiert. Das heißt, es ist hier nicht wichtig, welche Fasern, sondern in welchem Maße sie aktiviert werden (Fuchs und Luschei, 1970; Robinson, 1970). Diese Information liegt bereits in einer für die Motoneurone des okulomotorischen Systems brauchbaren Form vor (Suzuki et al., 1981), was möglicherweise die geringere Latenz des Folgebewegungssystems erklären könnte.

Bei der Sprungrampenbewegung beginnt der Lichtreiz unmittelbar nach dem Sprung mit einer Bewegung, die dem okulomotorischen System als Geschwindigkeits-Information zur Verfügung steht. Diese Information kann ebenfalls verwertet werden, um eine Sakkade in ihrer Größe einzustellen. Barmack (1970 b) zeigte wie ich jetzt schon früher, daß die Geschwindigkeitsinformation die Sakkadengröße beeinflusst, und daß die Latenzzeit durch die Verwendung dieser Information kürzer ist als bei der üblicherweise verwendeten Positionsinformation.

4.3 Zentrale und periphere Retina bei den Augenfolgebewegungen

Es hat sich gezeigt, daß für die hier verwendeten Lichtreize (0.25 und 2 Grad) keine prä-sakkadischen Augenfolgebewegungen für Sprungamplituden auftreten, die größer als sieben Grad sind. Darüberhinaus konnte gezeigt werden, daß die Programmierung der postsakkadischen Augenfolgebewegung innerhalb dieser sieben Grad anders als bei größeren Exzentrizitäten erfolgt. Die postsakkadische Folgebewegung bei Sprungamplituden kleiner als sieben Grad hat eine Latenz bis zu 10 msec, bei größeren Sprungamplituden wächst diese Latenz schlagartig auf über 100 msec an.

Bis zu sieben Grad Exzentrizität bestätigen die hier gewonnenen Daten die Befunde von Atkin (1969), der folgendes feststellte: Wenn die Versuchsperson, die ursprünglich einen stationären Lichtpunkt fixiert, den Blick auf einen sich in der Peripherie bewegenden Lichtreiz richtet, wird ein wesentlicher Teil der Geschwindigkeit des Lichtreizes innerhalb der ersten 20 msec nach der Beendigung der Sakkade erreicht. Da die "Eingangs-Ausgangs"-Verzögerung des Folgebewegungssystems etwa 100 msec beträgt, schloß Atkin (1969), daß die Information, die für die Einstellung der Geschwindigkeit der postsakkadischen Bewegung erforderlich ist, bereits vor der Sakkade vorliegt. Aus meinen Daten ergibt sich jedoch, daß eine solche Verwertung der von der Peripherie gewonnenen Information über die Bewegung eines Sehobjektes nur dann möglich ist, wenn sich der bewegte Punkt innerhalb dieser perifovealen Zone mit einem Radius von sieben Grad befindet.

Für größere Exzentrizitäten braucht das Auge eine wesentlich größere Zeit (etwa das Zehnfache), um die postsakkadische Geschwindigkeit ähnlich wie bei kleinen

Exzentrizitäten einzustellen. Diese Latenzzeit, die also von der Exzentrizität abhängig ist (siehe auch Abb. 3.16), zeigt meines Erachtens, daß außerhalb der zentralen Retina die Bewegungsinformation nicht ausreichend ist, um eine Folgebewegung mit dem richtigen "Gain" auszulösen.

Bezüglich der Topographie der Retina gibt es keine klaren Hinweise, die die Befunde dieser Arbeit unterstützen könnten. Die Netzhaut kann entlang der zentro-peripheren radialen Richtung in zwei Hauptregionen unterteilt werden (Poggio, 1980): Eine zentrale und eine periphere Region (Abb. 4.1). In der zentralen Region, auch Macula-Region genannt (nicht zu verwechseln mit dem in der klinischen Literatur verwendeten Terminus "Macula lutea") sind die Zellen dicht in sechs bis sieben Reihen organisiert und am Rand dieser Region werden sie zu einer Schicht reduziert. Diese Macula-Region breitet sich bis etwa neun Grad aus. Die hier gefundene "Folgebewegungszone" nimmt zwar einen großen Teil der Macula Region beim Menschen ein, ist jedoch mit dieser Region nicht identisch.

Neurophysiologische Untersuchungen haben keine Hinweise erbracht, daß beim Menschen retinale Ganglienzellen Richtung oder Geschwindigkeit eines Reizes kodieren können (Davson, 1980), wie dies für das Kaninchen gezeigt wurde (Barlow et al., 1964). Im zentralen Nervensystem gibt es bislang zwei Strukturen, die Zellen mit bewegungsempfindlichen rezeptiven Feldern haben. Die erste Struktur ist der Nucleus tractus optici (NTO), die zumindest bei der Katze, Ratte und dem Kaninchen eine wichtige Rolle in der Kontrolle des optokinetischen Nystagmus spielt (Hoffmann und Schoppmann, 1981; Collewyn et al., 1981; Precht, 1981). Die rezeptiven Felder der Zellen dieses Nucleus (Hoffmann und Schoppmann, 1981) weisen allerdings keinerlei Änderungen am Rand dieser sieben Grad Region auf. Die zweite Struktur ist die visuelle Area 5 (V5), die der

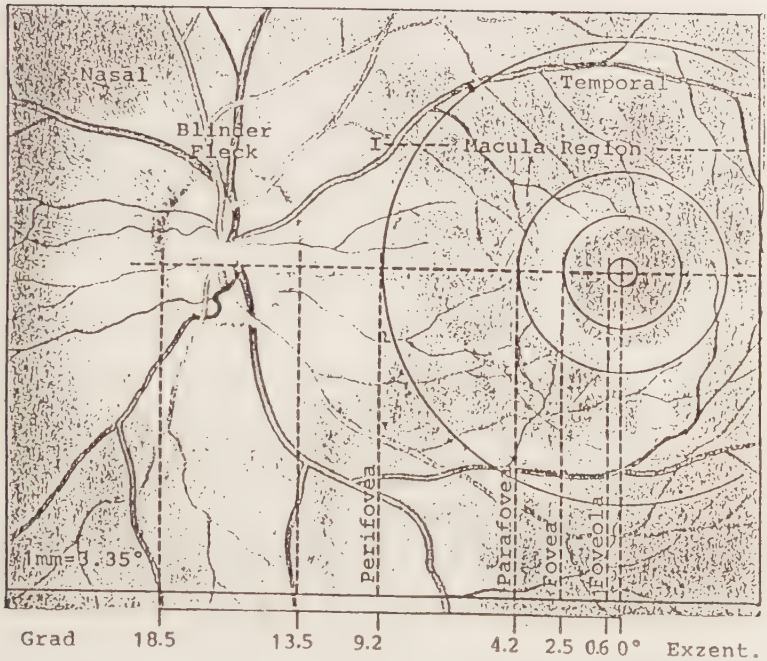


Abb. 4.1: Augenhintergrund (linkes Auge) und schematisierte Unterteilung der Retina. Die Macula-Region ist die zentrale Region der Netzhaut mit 5.5 mm im Durchmesser (1 mm = 3.35 Winkelgrad). Ihre äußeren Grenzen werden durch den Ring definiert, wobei die Ganglienzellen auf eine Schicht reduziert werden. (Schema nach Bishop, 1975; Bild nach Polyak, 1957)

Area 19 nach Brodmann entspricht. Bei *Macaca mulatta* ist diese Region mit dem Sulcus temporalis Superior (STS) identisch. Eine detaillierte Untersuchung von Zeki (1974) hat ergeben, daß die Mehrzahl der Zellen in diesem Bereich auf die Bewegung eines Objektes reagiert. In dieser Region findet man eine Repräsentation des gesamten Gesichtsfeldes (Zeki, 1974; Gattas und Gross, 1981). Van Essen und Mitarbeiter (1980) zeigten, daß auch die rezeptiven Felder der Zellen dieser Struktur bis weit in die Peripherie lokalisiert sind. Es gibt somit keine Physiologische Hinweise auf eine funktionelle Dissiziation mit einer Grenze bei sieben Grad.

Untersuchungen des optokinetischen Nystagmus zeigen allerdings einen deutlichen Unterschied, je nachdem, ob der OKN zentral oder peripher ausgelöst wird. Ein durch Maskierung erzeugtes "künstliches" Zentral-Skotom, das Sehen nur in die Peripherie ermöglicht, reduziert den Gain des optokinetischen Nystagmus auf 0.42 (van Die und Collewyn, 1982). Einen stark verringerten OKN-Gain finden auch Howard und Ohmi (1984), wenn an der Auslösung des OKN die zentrale Retina nicht beteiligt ist.

Psychophysische Untersuchungen von Pöppel und Harvey (1973) haben gezeigt, daß bei photopischen Bedingungen die Inkrementalschwelle von der Fovea bis etwa 10 Grad in die Peripherie zunimmt, und dann bis etwa 35 Grad im temporalen Gesichtsfeld oder 20 Grad im nasalen Gesichtsfeld konstant bleibt. Pöppel, Held und Frost (1973) stellten fest, daß residuale Sehfunktionen ("Blindsight") nach corticalen Verletzungen erst ab einer Reiz-Exzentrizität von 10 Grad nachweisbar sind. Des weiteren wurde beobachtet (Pöppel et al., 1975), daß bei Patienten mit Läsionen in der zentralen Sehbahn die Läsion zu einer Abnahme der Flimmerfusionsfrequenz im perifovealen Bereich führt, während in der Peripherie die Flimmerfusionsfrequenz keine Ver-

änderung zeigt.

Diese und auch weitere Beobachtungen (z. B. Dichgans, 1977) legen somit eine funktionelle Dissoziation zwischen der zentralen und peripheren Retina nahe. Die hier beobachtete Grenze von sieben Grad stimmt numerisch nicht mit den von anderen Autoren angegebenen Grenze bei etwa zehn Grad oder sogar mehr überein. Dies kann aber an den verwendeten Parametern des visuellen Reizes in meinen Versuchen liegen; es ist durchaus vorstellbar, daß die vermutete funktionelle Grenze von den Reiz-Gegebenheiten moduliert werden kann, daß also bei größeren Reizen die funktionelle Grenze weiter zur Peripherie verschoben wird.

4.4 Prädiktorverhalten des okulomotorischen Systems bei einer Sprungrampenbewegung

Bei der Rampenantwort des okulomotorischen Systems startet das Auge in etwa 90% der Fälle mit einer gleitenden Folgebewegung, der sich in etwa 100 msec die Sakkade anschließt (Robinson, 1965). In den übrigen 10% der Fälle beginnt sich das Auge entweder sofort mit einer Sakkade zu bewegen, oder führt eine Folgebewegung aus, die aber einen zu geringen Verstärkungsfaktor (Gain) zeigt. Bei der Sprungrampenbewegung dagegen reagiert das Auge in etwa 65% der Fälle mit einer reinen Sakkade, und nur in 30% der Fälle wird eine Folgebewegung ausgelöst.

Diese verhältnismäßig geringe Häufigkeit der präsakka-dischen Folgebewegungen auch bei kleinen (drei oder vier Grad) Sprungamplituden legt die Frage nahe, ob sie tatsächlich eine Antwort des Systems auf die physikalische Bewegung des Lichtreizes sind, wie das bei der Rampenantwort des Auges der Fall ist, oder ob sie den Ausdruck eines internen, prädikativen Mechanismus darstellen.

Wenn eine regelmäßige und deshalb voraussagbare Bewegung, beispielsweise eine "rechteckige" horizontale Hin- und Herbewegung als visueller Reiz verwandt wird, entdeckt das menschliche Gehirn rasch die Periodizität und sagt die Bewegung voraus, sodaß die Augen sich in "Phase" mit dem Reiz oder sogar den Reizsprung vorwegnehmend bewegen. Die prädiktive Fähigkeit der menschlichen Blickmotorik wurde in der Literatur oft beschrieben (Dallos und Jones, 1963; Stark, Vossius und Young, 1962; Michael und Jones, 1966; Bahill et al, 1980; Yasui und Young, 1984) und ist ein Ausdruck der möglichen neuronalen Plastizität dieses Systems (z.B. Fries et al., 1983).

Eckmiller (1981) legt nahe, daß nach der Auslösung einer Folgebewegung ein Paar von Folgebewegungsgeneratoren (einer für Bewegungen nach links und einer für Bewegungen nach rechts) im zentralen Nervensystem ein der Bewegung des Lichtreizes entsprechendes Aktivitätsmuster erzeugen, das die gleitende Bewegung des Auges steuert. Die Aktivierung des einen, beispielsweise des linken neuronalen Generators, hemmt gleichzeitig die Funktion des rechten. Die prämotorischen Neurone des Folgebewegungssystems stellen (nach Eckmiller) eventuell den Ausgang dieser Prädiktoren dar. Ein guter Hinweis hierfür ist, daß bei Folgebewegungen, die von einer sinusförmigen Bewegung des Lichtreizes ausgelöst werden, die Augen weiterhin für etwa 1 sec eine gleitende Folgebewegung ausführen können, nachdem der Lichtreiz ausgeblendet wurde. Die prämotorischen Folgebewegungsneurone bleiben in diesem Falle aktiv in Phase mit der Bewegung des nicht mehr sichtbaren Lichtreizes. Letzteres weist nach Eckmiller (1981) darauf hin, daß die Folgebewegungen bei Primaten durch intern produzierte Geschwindigkeitssignale betrieben werden. Man könnte sich hier die Frage stellen, ob nicht auch die prä-sakkadischen Folgebewegungen von dem gleichen Mechanismus initiiert werden.

Hier muß jedoch eine Einschränkung gemacht werden, die Wiederholung einer Sprungrampenbewegung des Lichtreizes mit stets gleicher Sprungamplitude und Rampengeschwindigkeit führte bei den Vpn M. E. und W. F. zu einer geringen Abnahme der Auftretenshäufigkeit der präsakka- dischen Folgebewegungen und es war auffallend, daß die Vp P. H. unter diesen Bedingungen überhaupt keine PSFen mehr ausführte. Es konnte andererseits aber gezeigt werden, daß nach mehrmaliger Wiederholung einer einfachen Rampen- bewegung unweigerlich eine PSF auftritt, wenn dann eine Sprungrampenbewegung dargeboten wird. In diesem Fall ist das "Lernverhalten" des okulomotorischen Systems sogar derart ausgeprägt, daß, wenn eine einfache Sprungbewegung des Lichtreizes präsentiert wird, das Auge auch dann mit einer PSF in der ursprünglichen Richtung der Rampen- bewegung reagiert.

Es stellt sich hier die Frage von welchen Eigenschaften der Reizbewegung der okulomotorische Prädiktor aktiviert wird. Ist es die Sprungkomponente, die Rampenkomponente oder die Sprungrampenbewegung als Ganzes? Die Befunde weisen darauf hin, daß allein die Rampenkomponente den Prä- diktor für die PSFen moduliert. Befunde lassen zumindest als gesichert erscheinen, daß der Prädiktor durch die wiederholte Rampenbewegung einen Einfluß auf die Ent- scheidung des okulomotorischen Systems nimmt, welche Art von Bewegung das Auge machen soll (nämlich eine Folgebe- wegung), wenn eine erneute Reizbewegung wahrgenommen wird, auch wenn diese Reizbewegung aus einem Sprung besteht. Wie weit der Prädiktor auch in der Lage ist, die Vektor- parameter der Reizbewegung zu lernen und die "prädiktive" Augenbewegung diesen anzupassen (siehe Eckmiller, 1981), müssen zukünftige Experimente zeigen.

4.5 Foveale Folgebewegungen und optokinetischer Nystagmus

Die langsame Phase des optokinetischen Nystagmus wird von der Geschwindigkeit der retinalen Bildwanderung gesteuert, welche durch die unterschiedlichen Geschwindigkeiten des Sehobjektes und des Auges zustandekommt (Collewiijn, 1969). Die optokinetische Reaktion ist bei den afoveaten Tieren, wie in der Einleitung besprochen, völlig reflektorisch, während bei den foveaten Tieren der optokinetische Nystagmus unterdrückt werden kann, solange ein visueller Anhaltspunkt im Sinne eines Fixationsobjektes vorhanden ist. Eine Hemmung des optokinetischen Nystagmus nur durch Abwenden des optischen Interesses, bei Reizgeschwindigkeiten unterhalb von fünf Grad/sec nicht möglich (Körner und Dichgans, 1967).

Foveale Folgebewegungen werden dagegen als "willentliche" Augenbewegungen angesehen, in dem Sinne, daß man einen langsam bewegten Lichtreiz mit den Augen nicht obligatorisch verfolgen muß, da man über die Möglichkeit verfügt, zwischen verschiedenen retinalen Verschiebungen aktiv zu wählen.

Es konnte in dieser Arbeit aber gezeigt werden, daß vor einem homogenen Hintergrund im abgedunkelten Raum, es der Versuchsperson nicht möglich ist, die Augen in der Ausgangsstellung zu halten, wenn sich ein kleiner Lichtreiz langsam bewegt, während ein Hin- und Herspringen des Reizpunktes nicht zwangsläufig zur Auslösung von Sakkaden führt. Eine Versuchsperson kann Sakkaden also willentlich unterdrücken.

Zusammengenommen legen diese Beobachtungen nahe, daß die üblicherweise vorgenommene prinzipielle Trennung zwischen der langsamen Phase des OKN und der Augenfolgebewegung

vielleicht nicht unbedingt notwendig ist (Eckmiller, 1981). Es ließe sich auch die Hypothese vertreten, daß die Ausnützung der optischen Information und ihre Bereitstellung für das okulomotorische System in beiden Fällen identisch ist. Der Unterschied zwischen den Systemen ergäbe sich dann nur dadurch, daß beim fovealen Augenfolgesystem weitere Informationsquellen ausgenutzt und dem okulomotorischen System zugeführt werden können. Zwar kann, oberflächlich betrachtet, das foveale Augenfolgesystem ohne retinale Information geregelt werden, indem beispielsweise Information aus einer anderen Modalität verwendet wird (Verfolgen einer sich bewegenden Tonquelle (Fiebig et al, 1982; eigene Beobachtungen), oder das Verfolgen eines peripheren Nachbildes (Steinbach und Pearce, 1972) oder die Voraussage einer Bewegung nach einer Lernphase (diese Arbeit). Die Möglichkeit für diese Leistungen ist aber kein Beweis dafür, daß das Folgebewegungssystem, wenn es optische Information ausnützt, anders geregelt wird als die langsame Phase des OKN. Diese Beobachtungen könnten auch bedeuten, daß bei höher entwickelten foveaten Lebewesen, die das Zentrum ihrer Aufmerksamkeit mit der Blickrichtung korrelieren können, im Sinne einer hierarchischen Organisation neue Möglichkeiten hinzugekommen sind, die sich der taktischen Möglichkeit eines primitiven Augenfolgesystems, das sich in der langsamen Phase des optokinetischen Nystagmus äußert, bedienen.

5. Zusammenfassung

In einer klassischen Arbeit von Rashbass (1961) ist gezeigt worden, daß eine "Sprungrampenbewegung" eines Lichtpunktes eine der Sakkade vorausgehende Folgebewegung des Auges in Richtung der Rampenbewegung auslösen kann, obwohl der Lichtpunkt in dieser Reizsituation außerhalb der Fovea abgebildet wird. In der vorliegenden Arbeit wurde geprüft, bis zu welcher Reiz-Exzentrizität prä-sakkadische Folgebewegungen ausgelöst werden können.

In einem zur Durchführung der Experimente aufgebauten okulomotorischen Labor wurden mit Hilfe eines Infrarot-Reflektionsverfahrens Augenbewegungen aufgezeichnet; die Meß-Apparatur ermöglichte eine zeitliche Auflösung von zwei msec und eine räumliche Auflösung von sechs Bogenminuten.

Es ergab sich, daß prä-sakkadische Folgebewegungen nur bis zu einer Reizexzentrizität von sieben Grad zu beobachten waren. Auffallend war, daß die Geschwindigkeit der prä-sakkadischen Folgebewegungen mit der Geschwindigkeit der Rampenbewegung nicht eindeutig korreliert war. Diese Beobachtung legt nahe, daß es sich bei den prä-sakkadischen Folgebewegungen nicht um eine unmittelbare Reaktion auf den Lichtreiz, sondern um prädiktive Bewegungen handelt, die durch vorangehende Erfahrung mit der experimentellen Darbietung der Rampenbewegungen hervorgerufen werden. Die örtliche Beschränkung der prä-sakkadischen Folgebewegungen auf den perifovealen Bereich steht im Einklang mit Beobachtungen aus anderen Studien, die eine funktionelle Trennung zwischen der perifovealen und der peripheren visuellen Informations-Verarbeitung nahelegen.

Eine derartige funktionelle Dissoziation zeigte sich auch bei der postsakkadischen Folgebewegung: Bis zu sieben Grad

Exzentrizität beträgt die Latenz der postsakkadischen Folgebewegung bis zu zehn msec; jenseits von sieben Grad Exzentrizität springt die Latenz auf über 100 msec. Das bedeutet, daß das Folgebewegungssystem bis zu einer Exzentrizität von sieben Grad prä-sakkadische visuelle Information verwertet, weiter peripher jedoch nicht.

Weiter ergab sich, daß die Latenzen des Augenfolgesystems eine multimodale Häufigkeitsverteilung zeigen, wobei der Intermodalabstand etwa bei 30 msec liegt. Dieser Befund weist auf eine zeitdiskrete Verarbeitung der afferenten Information im Sinne eines oszillatorischen Relaxationsprozesses hin.

In der abschließenden Diskussion wird unter anderem die Frage diskutiert, ob die von vielen Autoren vertretene Meinung, daß die langsame Phase des optokinetischen Nystagmus und die foveale Folgebewegung unterschiedlich kontrolliert wird, in der Tat experimentell hinreichend belegt ist.

Literaturverzeichnis

- Atkin, A.: Effect of head movement on gaze velocity.
Physiologist, 7 82 (1964)
- Atkin, A.: Shifting fixation to another pursuit target: selective and anticipatory control of ocular pursuit initiation.
Exp. Neurol. 23 157-173 (1969)
- Attneave, F.: Informational aspects of visual perception.
Psychol. Rev. 61 183-193 (1954)
- Bach-Y-Rita, P: Neurophysiology of eye movements.
In: Bach-Y-Rita, C. C. Collins (Eds.). The control of eye movements. J. E. Hyde, Academic Press, New York, 7-45 (1971)
- Bahill, A. T., Iandolo, M. J., Troost, B. T.: Smooth pursuit eye movements in response to unpredictable target waveforms.
Vision Res. 20 923-931 (1980)
- Bárány, R.: Die Untersuchung der optischen und vestibulären reflektorischen Augenbewegungen in einem Falle von einseitiger Blicklähmung.
Zeitschr. Ohrenheilk. 42 109-113 (1908)
- Barlow, H. B.: Eye movements during fixation.
J. Physiol. 116 290-306 (1952)
- Barlow, H. B.: Possible principles underlying the transformations of sensory messages.
In: Sensory communication, Ed. W. A Rosenblith, MIT Press, Cambridge, Mass. (1959)
- Barlow, H. B., Hill, R. M., Levick, W. R.: Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit.
J. Physiol. (London) 173 337-407 (1964)
- Barmack, N. H.: Dynamic visual acuity as an index of eye movements control.
Vision Res. 10 1377-1391 (1970a)
- Barmack, N. H.: Modification of eye movements by instantaneous changes in the velocity of visual targets.
Vision Res. 10 1431-1441 (1970b)
- Becker, W., Fuchs, A. F.: Further properties of the human saccadic system: Eye movements and correction saccades with and without visual fixation points.
Vis. Res. 9 12247-1258 (1969)

- Behrens, F., Grüsser, O.-J.: On the additivity of Sigma- and Phimovement in perception and oculomotor control.
Human Neurobiol. 1 121-127 (1982)
- Bengi, H., Thomas, J. G.: Fixation tremor in relation to eyeball muscle mechanics.
Nature 217 773-774 (1968 b)
- Bishop, P. O.: Binocular vision.
In: Moses, R.A., Editor: Adler's physiology of the eye: clinical application, Ed.6, St. Louis, The C. V. Mosby Co., 558 (1975)
- Boch, R., Fischer, B.: Oculomotor reaction times and sensory latencies in the visual cortex of the monkey.
Pflügers Arch. 392: R 50
- Boch, R., Fischer, B.: Saccadic reaction times and activation of the prelunate cortex: Parallel observations in trained monkeys
Exp. Brain Res. 50 201-210 (1983)
- Braak, J. W. G. ter: Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus.
Arch. Nederl. Physiol. 21 309-376 (1936)
- Brandt, T., Büchele, W.: Augenbewegungsstörungen.
Gustav Fischer Verlag (1983)
- Brodman, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellbaues.
Leipzig (1909) J. A. Barth (Nachdruck 1925)
- Campbell, W.F., Robson, J. G.: A fresh approach to stabilized retinal images.
J. Physiol. (London) 158 11-12 (1961)
- Carpenter, R. H. S.: Movements of the eyes.
Pion limited (1977) 207 Brondesbury Park, London NW2 5 JN
- Cheng, H., Outerbridge, J.S.: Optokinetik Nystagmus during selective retinal stimulation.
Exp. Brain Res. 23 129-139 (1975)
- Childress, D. S.: A Study of the Mechanics of Horizontal Movements of the Human eye.
Ph. D. Thesis. Northwestern University. Dept. of Electrical Engineering (1967)
- Childress, D. S., Jones, R. W.: Mechanics of the horizontal movement of the human eye.
J. Physiol. (Lond.) 188 273-284

- Collewijn, H.: Optokinetic eye movements in the rabbit: Input-output relations.
Vision Res. 9 117-132 (1969)
- Collewijn, H.: Eye and head movements in freely moving rabbits.
J. Physiol. 266 471-498 (1977)
- Collewijn, H., Curio, G., Grüsser, O.-J.: Spatially selective visual attention and generation of eye movements. Experiments with Sigma-movement.
Human Neurobiol. 1 129-139 (1982)
- Collewijn, H., v. d. Mark, F., Jansen, T. C.: Precise recordings of human eye movements.
Vision Res. 15 447-450 (1975)
- Crickmar, S. D.: Techniques for the measurement of eye movements: a "review" report 483
RAF Institute of Aviation Medicine, Farnborough, Hants (1969)
- Dallos, P. J., Jones, R. W.: Learnings behavior of the eye fixation control system.
IEEE, Transactions on Automatic Control AC-8, 218-227 (1963)
- Davson, H.: Physiology of the eye.
Churchill Livingstone/Edinburg, London, New York (1980)
- Dichgans, J.: Optokinetic nystagmus as dependent on the retinal periphery via the vestibular nucleus.
In: Baker, R., Berthoz, A. (Eds.): Control of gaze by brain stem neurons. Elsevier, Amsterdam, 261-267 (1977)
- Die, van, G., Collewijn, H.: Optokinetic nystagmus in man.
Human Neurobiol. 1 111-119 (1982)
- Ditchburn, R. W.: Eye movements and Visual Perception.
Clarendon Press, Oxford (1973)
- Ditchburn, R. W., Ginsborg, B. L.: Involuntary eye movements during fixation.
J. Physiol. (London) 119 1-17 (1953)
- Dodge, R.: Five types of eye movements in the horizontal meridian plane of the field of regard.
Amer. J. Physiol. 8 307-329 (1903)

- Dubois, M. F. W., Collewijn, H.: Optokinetic reactions in man elicited by localized retinal motion stimuli.
Vision Res. 19 1105-1115 (1979)
- Eckmiller, R.: A model of a neural network controlling foveal pursuit eye movements.
Progress in Oculomotor Research, Ed. Fuchs u. Becker, Elsevier, North-Holland Inc. (1981)
- Eckmiller, R., Mackeben, H.: Pursuit eye movements and their neural control in the monkey.
Pflüg. Arch. 337 15-23 (1978)
- Essen, van, D. C., Maunsell, J. H. R., Bixby, J. L.: The middle temporal visual area in the macaque: myeloarchitecture, connections, functional properties and topographic organization.
J. Comp. Neurol. 199 293-326 (1981)
- Fender, D. H.: The eye movement control system: evolution of a model.
Neuronal Theory and Modelling (Proc. Ojai Symp.) R.F. Reiss, Ed. Stanford, Calif., Stanford Univ. Press (1962)
- Fender, D. H., Nye, P. W.: An investigation of the mechanism of eye movement control.
Kybernetik, 1 81-88 (1961)
- Fiebig, E., Schaefer, K.-P., Süß, K.-J.: Voluntary ocular tracking movements in response to a sinusoidally moving intermittently active sound source.
Human Neurobiol. 1 141-144 (1982)
- Findlay, J.M.: Frequency analysis of human involuntary eye movement.
Kybernetik 8 207-214 (1971)
- Fischer, B., Boch, R.: Saccadic eye movements after extremely short reaction times in monkey.
Brain Res. 260 21-26 (1983)
- Fries, W., Logothetis, N., Oertel, W., Pöppel, E.: Dissociation of sensory and motor maps in the human visual system after visual misalignment due to congenital monocular squint.
J. Physiology, 145 (1983)
- Frost, D., Pöppel, E.: Different programming modes of human saccadic eye movements as a funktion of stimulus eccentricity: Indications of a functional subdivision of the visual field.
Biol. Cybernetics 23 39-48 (1976)

- Fuchs, A. F.: Saccadic and smooth pursuit eye movements in the monkey.
J. Physiol. (London) 191 609-631 (1967)
- Fuchs, A. F.: Periodic eye tracking in the monkey.
J. Physiol. (London) 193 161-171 (1967)
- Fuchs, A. F.: Unit activity in vestibular nucleus of the alert monkey during horizontal angular acceleration and eye movement.
J. Neurophysiol. 38 1140-1161 (1975)
- Fuchs, A. F., Becker, : Progress in Oculomotor Research 12.
Elsevier, North-Holland (1980)
- Fuchs, A. F., Luschei, E. S.: Firing patterns of abducens neurons of alert monkeys in relationship to horizontal eye movement.
J. Neurophysiol. 33 382-392 (1970)
- Gauer, O. H., Kramer, K., Jung, R.: Physiologie des Menschen 13. Sehen.
U&S Taschenbücher (1978)
- Gauthier, G. M., Hofferer, J.-M.: Eye tracking of self-moved targets in the absence of vision.
Exp. Brain Res. 26 121-139 (1976)
- Gattass, R., Gross, C. G.: Visual topography of striate projection zone (MT) in posterior superior temporal sulcus of the macaque.
J. Neurophysiol. 46 621-631 (1981)
- Green, D. G., Campbell, F. W.: Effect of focus on the visual response to a sinusoidally modulated spatial stimulus.
J. Opt. Soc. Am. 55 1154-1157 (1965)
- Haegerstrom-Portnoy, G., Brown, B.: Contrast effects on smooth-pursuit eye movement velocity.
Vision Res. 19 169-174 (1979)
- Hallet, P. E., Lightstone, A. D.: Saccadic eye movements towards stimuli triggered by prior saccades.
Vision Res. 16 99-106 (1976 a)
- Hallet, P. E., Lightstone, A. D.: Saccadic eye movements to flashed targets.
Vision Res. 16 107-114 (1976 b)
- Harter, M. R., White, C. T.: Periodicity within reaction time distributions and electromyograms.
Quart. J. exp. Psychol. 20 157-166 (1968)

- Harvey Jr., L. O., Pöppel, E.: Contrast sensitivity of the human retina.
Am. J. Optometry 49 748-753 (1972)
- Henn, V., Cohen, B.: Coding of information about rapid eye movements in the pontine reticular formation of alert monkeys.
Brain Research 108 307-325 (1976)
- Helmholtz, H. von: Handbuch der Physiologischen Optik.
1. Auflage 1859/67, 2. Auflage 1896, 3. Auflage G. Voss, Hamburg-Leipzig 1911
- Heywood, S., Churcher, J.: Saccades to step ramp stimuli.
Vision Res. 21 479-490 (1981)
- Hoffmann, K. P., Schoppmann, A.: A quantitative analysis of the direction specific response of neurons in the cat's nucleus of the optic tract.
Exp. Brain Res 42 146-157 (1981)
- Hood, J. D.: Observations upon the neurological mechanism of optokinetic nystagmus with especial reference to the contribution of peripheral vision.
Acta Otolaryng. 63 208-215 (1967)
- Howard, I. P.: Human Visual Orientation.
John Wiley and sons. (1982)
- Howard, I. P., Ohmi, M.: The efficiency of the central and peripheral retina in driving human optokinetic nystagmus.
Vision Res. 24 969-976 (1984)
- Hoyt, W. F., Daroff, R. B.: Supranuclear disorders of ocular control systems in man.
In: Bach-Y-Rita, C. C. Collins (Eds.). The control of eye movements. J. E. Hyde, Academic Press, New York, 175-235 (1971)
- Illing, R.-B., Wässle, H.: The retinal projection to the thalamus in cat: A quantitative investigation and a comparison with the retinotectal pathway.
J. Comp. Neurol. 202 265-285 (1981)
- Kahle, W., Leonhard, H., Platzer, W.: Taschenatlas der Anatomie.
Thieme Verlag, Stuttgart (1979)
- Keller, E. L.: Gain of the vestibulo-ocular reflex in monkey at high rotational frequencies.
Vision Res. 18 311-315 (1978)

- Kleijn, A. D.: Tonische Labyrinth- und Halsreflexe auf die Augen.
Pflüg. Arch., Gesamte Physiol., Menschen, Tiere 186
82-97 (1921)
- Körner, F., Schiller, P.: The optokinetic response under open and
closed loop conditions in the monkey.
Exp. Brain Res. 14 318-330 (1972)
- Körner, F., Dichgans, J.: Bewegungswahrnehmung, optokinetischer
Nystagmus und retinale Bildwanderung.
A. v. Graefes Arch. Klin. exp. Ophthalm. 174 34-48 (1967)
- Kommerell, G., Klein, U.: Über die visuelle Regelung der
Okulomotorik: Die optokinetische Wirkung exzen-
trischer Nachbilder.
Vision Res. 11 905-920 (1971)
- Kornhuber, H. H.: Motor functions of the cerebellum and basal
ganglia: The cerebello-cortical saccadic (ballistic)
clock, the cerebellonuclear hold regulator, and the
basal ganglia ramp (voluntary speed smooth movement)
generator.
Kybernetik 8 157-162 (1971)
- Lamontagne, C.: A new experimental paradigm for the investigation
of the secondary system of human visual motion per-
ception.
Perception 2 167-180 (1973)
- Mack, A., Fendrich, R., Pleune, I.: Smooth pursuit eye movements:
is perceived motion necessary?
Science 203 1361-1363 (1979)
- Hackeban, M., Haegerstrom-Portnoy, G., Brown, B.: Correctional
movements during foveal pursuit in man.
Proc. OHS 80 Conf., Pasadena, Calif. (1980)
- Mays, L. E., Sparks, D. L.: Dissociation of visual and saccade-
related responses in superior colliculus neurones.
J. Neurophysiol. 43 207-232 (1980 b)
- Michael, J. A., Jones, G. M.: Dependence of visual tracking capa-
bility upon stimulus predictability.
Vision Res. 6 707-716 (1966)
- Miller, E. F.: Counter-rolling of the human eyes produced by head
tilt respect to gravity.
Acta Oto-Laryngol. 54 479-501 (1962)
- Monnier, M.: Retinal, cortical and motor responses to photic
stimulation in man.
J. Neurophysiol. 15 470-486 (1952)

- Moses, R. A.: Adlers physiology of the eye.
5. Auflage, Mosby, St Louis, Mo. (1970)
- Mountcastle, V.: Medical Physiology 1.
Mosby (1980)
- Murphy, B. J., Kowler, E., Steinman, R. M.: Slow oculomotor control
in the presence of moving backgrounds.
Vision Res. 15 1263-1268 (1975)
- Nachmias, J.: Deferminers of the drift of the eye during monocular
fixation.
J. Opt. Soc. Am. 51 761-766 (1961)
- Nieuwenhuys, R. Voogd, J., van Huijzen, Ch.: Das zentrale Nerven-
system des Menschen.
Springer Verlag (1980)
- Pöppel, E.: Oszillatorische Komponenten in Reaktionszeiten.
Naturwissenschaften 55 (1968) 449-450
- Pöppel, E., v. Cramon, D., Backmund, H.: Eccentricity - specific
dissociation of visual functions in patients with
lesions of the central visual pathways.
Nature 256 489-490 (1975)
- Pöppel, E., Harvey, Jr. L. O.: Light-difference threshold and sub-
jective brightness in the periphery of the visual
field.
Psychologische Forschung 36 145-161 (1973)
- Pöppel, E., Held, R., Frost, D.: Residual visual function after
brain wounds involving the central visual pathways in
man.
Nature 243 295-296 (1973)
- Poggio, G. F.: Central neural mechanics in vision:
In: Medical Physiology 1, Mountcastle, Mosby (1980)
- Pola, J., Wyatt, H. J.: Target position and velocity: The stimuli
for smooth pursuit eye movements.
Vision Res. 20 523-534 (1980)
- Polyak, S. L.: The retina.
Chicago, Univ. of Chicago Press (1941)
- Polyak, S. L.: The vertebrate visual system.
Chicago, Univ. of Chicago Press (1957)
- Precht, W.: Functional organization of optokinetic pathways in
mammals.
In: Progress in Oculomotor Research, Eds. Fuchs u.
Becker, Elsevier, North-Holland 425-433 (1981)

- Puckett, J., Steinman, R. M.: Tracking eye movements with and without saccadic correction.
Vision Res. 9 695-703 (1969)
- Rashbass, C.: The relationship between saccadic and smooth tracking eye movements.
J. Physiol. (London) 159 326-338 (1961)
- Rashbass, C., Westheimer, G.: Disjunctive eye movements.
J. Physiol. (London) 159 339-360 (1961)
- Riggs, L. A., Ratliff, F., Cornsweet, J. C., Cornsweet, T.N.: The disappearance of visuloa test objects.
J. Opt. Soc. Am. 43 459-501 (1953)
- Robinson, D. A.: A method of measuring eye movements using a scleral search coil in a magnetic field.
Institute of Electrical and Electronics Engineers, Transaction on Bio-medical Electronics, BME-10 137-145 (1963)
- Robinson, D. A.: The mechanics of human saccadic eye movement.
J. Physiol. (London) 174 245-264 (1964)
- Robinson, D. A.: The mechanics of human smooth pursuit eye movement.
J. Physiol. (London) 180 569-591 (1965)
- Robinson, D. A.: Oculomotor unit behavior in the monkey.
J. Neurophysiol. 33 393-404 (1970)
- Robson, J. G.: Spatial and temporal contrast-sensitivity functions of the visual system.
J. Opt. Soc. Am. 56 1141-1142 (1966)
- Schiller, P. H., Sandell, J. H.: Interactions between visually and electrically elicited saccades before and after superior colliculus and frontal eye field ablations in the rhesus monkey.
Exp. Brain Res. 49 381-392 (1983)
- Schiller, P. H., True, S. D., Conway, J. L.: Deficits in eye movements following frontal eye-field and superior colliculus ablations.
J. Neurophysiol. 44 1175-1189 (1980)
- Skavenski, A. A., Robinson, D. A.: Role of abducens nucleus in vestibulo-ocular reflex.
J. Neurophysiol. 36 724-738 (1973a)

- Sparks, D. L., Porter, J. D.: Utilization of an eye position signal by saccade-related burst neurons in the monkey superior colliculus.
Neurosci Abstr. 7 132 (1981)
- Stark, L., Vossius, G., Young, L. R.: Predictive control of eye movements.
Institute of Radio Engineers, Transactions on Human Factors in Electronics, HFE-3 52-57 (1962)
- St. Cyr, G. J.: Signal and noise in the human oculomotor system.
Vis. Res. 13 889-891 (1973)
- Steinbach, M. J.: Eye tracking of self-moved targets: the role of efference.
J. Exp. Psychol. 82 366-376 (1969)
- Steinbach, M. J., Pearce, D. G.: Release of pursuit eye movements using after-images.
Vision Res. 12 1307-1311 (1972)
- Sünderhauf, A.: Untersuchungen über die Regelung der Augenbewegungen.
Klin. Monatsblatt, Augenklinik der Universität Freiburg, 837-852 (1960)
- Stoper, A. E.: Vision during pursuit movement: the role of oculomotor information.
Ph. D. Diss. Brandeis University (1967)
- Suzuki, D. A., Noda, H., Kase, M.: Visual and pursuit Eye movement-related activity in posterior vermis of monkey cerebellum
J. Neurophysiol. 46 1120-1139 (1981)
- Verheljen, F. J.: A simple after image method demonstrating the involuntary multi-directional eye movements during fixation
Opt. Acta 8 309-311 (1961)
- Walls, G. L.: Eye movements and the fovea.
In: The vertebrate eye (Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills, Mich.) Chapter 10 (1942)
- Walls, G. L.: The evolutionary history of eye movements.
Vision Res. 2 69-80 (1962)
- Westheimer, G.: Mechanism of saccadic eye movements.
A. M. A. Arch Ophthalmol. 52 710-724 (1954 a)
- Westheimer, G.: Eye movement responses to a horizontally moving visual stimulus.
A. M. A. Arch Ophthalmol. 52 932-941 (1954 b)

- Westheimer, G.: Kinematics of the eye.
J. Opt. Soc. Am. 47 967-974 (1957)
- Westheimer, G., Conover, D. W.: Smooth eye movements in the absence of a moving stimulus.
J. Exp. Psychol. 47 283-284 (1954)
- Winterson, B. L., Steinman, R. M.: The effect of luminance on human smooth pursuit of perifoveal and foveal targets.
Vision Res. 18 1165-1172 (1978)
- Wurtz, R. H., Goldberg, M. E.: Activity of superior colliculus in behaving monkey. III. Cells discharging before eye movements.
J. Neurophysiol. 35 578-586 (1972 a)
- Wurtz, R. H., Goldberg, M. E.: Activity of superior colliculus in behaving monkey. IV. Effects of lesions on eye movements.
J. Neurophysiol. 35 587-596 (1972 b)
- Wurtz, R. H., Mohler, C. W.: Organization of monkey superior colliculus: Enhanced visual response of superficial layer cells.
J. Neurophysiol. 39 745-765 (1976)
- Wyatt, H. J., Pola, J.: The role of perceived motion in smooth pursuit eye movements.
Vision Res. 19 613-618 (1979)
- Yarbus, A. L.: Eye movements and Vision. (trans. L. A. Riggs)
Plenum Press, New York (1967)
- Yasui, S., Young, L. R.: Perceived visual motion as effective stimulus to pursuit eye movement system.
Science 190 906-908 (1975)
- Yasui, S., Young, L. R.: On the predictive control of foveal eye tracking and slow phases of optokinetic and vestibular nystagmus.
J. Physiol. 347 17-33 (1984)
- Young, L. R.: Measuring eye movements.
Am J. Med. Electron. 2 300-307 (1963)
- Young, L. R., Sheena, D.: Survey of eye movement recording methods.
Behav. Res. Methods Instrum. 7 397-429 (1975)
- Young, L. R., Stark, L.: Variable feedback experiments testing a sampled data model for eye tracking movements.
Institute of Electrical and Electronics Engineers, Transactions on Human Factors in Electronics HFE 4 38-51 (1963)

- Zeki, S. M.: Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior sulcus of the rhesus monkey.
J. Physiol. 236 549.573 (1974)
- Zucker, H.: INTES-Beschreibung.
MPI-Psychiatrie, München, Rechenzentrum (nicht veröffentlicht) (1982 a)
- Zucker, H.: AUTES-Beschreibung.
MPI-Psychiatrie, München, Rechenzentrum (nicht veröffentlicht) (1982 b)

Verzeichnis der Abbildungen

	Seite
1.1	Lage der Augenmuskeln 2
1.2	Aufzeichnung des vestibulären und optokinetischen Nystagmus 5
1.3	Demonstration der Augenmikrobewegungen 8
1.4	Binokulare Registrierung der Augenmikrobewegungen 8
1.5	Horizontale sakkadische Augenbewegungen 10
1.6	Augenfolgebewegungen ausgelöst durch Rampenbewegungen des Sehobjektes 15
2.1	Verschaltung der Apparatur 24
2.2	Gesamtansicht der verwendeten Apparatur 25
2.3	Erzeugung eines beweglichen Reizes 26
2.4	Funktionsprinzip des Servomotors 28
2.5	Antwort auf eine Pulsfunktion 30
2.6	Amplitudenfrequenzgang der Servomotoren 30
2.7	Darbietungsfehler durch Winkelunterschiede 31
2.8	Prinzip der Infrarot-Okulographie 34
2.9	Schaltbild des Infrarot-Meßsystems 36
2.10	Augenbewegungen, aufgenommen mit der verwendeten Meßapparatur 39
2.11	Versuchsperson, während des Versuchs 41
2.12	Funktionsweise der verwendeten Programme 44
3.1	Reaktionen des okulomotorischen Systems auf eine Sprungrampenbewegung des Lichtreizes 48
3.2	Sprungrampenantwort für 10 getestete Sprungamplituden bei der Geschwindigkeit 5°/sec 50
3.3	Verteilung der PSFen-Häufigkeiten aller Vpn bei verschiedenen Geschwindigkeiten 52
3.4	Verteilung der PSFen bei drei Vpn 53
3.5	Latenzverteilung sämtlicher Daten 55
3.6	Latenzverteilung der Vp M.E. 56
3.7	Latenzverteilung der Vp P.H. 57

3.8	Geschwindigkeit der PSFen in Zusammenhang mit der Lichtpunktgeschwindigkeit (2 Vpn)	59
3.9	Geschwindigkeit der PSFen in Zusammenhang mit der Lichtpunktgeschwindigkeit (Vp W.F.)	61
3.10	Geschwindigkeit der PSFen als Funktion der Sprungrampenamplitude	62
3.11	Dauer der PSFen	64
3.12	Dauer der PSFen als Funktion der Sprungamplitude	65
3.13	Dauer der PSFen als Funktion der Rampengeschwindigkeit	66
3.14	Veranschaulichung der Geschwindigkeits-Definition	68
3.15	Verteilung der Latenzen von POSF bis 10 Grad	69
3.16	Latenzverhalten bei verschiedenen Sprungamplituden	70
3.17	POSF-Geschwindigkeit als Funktion der Lichtpunktgeschwindigkeit	71
3.18	POSF-Geschwindigkeits-Gain als Funktion der Sprungamplitude (1-30°)	72
3.19	Sprungrampenantwort bei wiederholtem Stimulus	74
3.20	Sprungrampenantwort bei wiederholtem Stimulus	75
3.21	Verhalten des okulomotorischen Systems unter verschiedenen Versuchsbedingungen	77
4.1	Augenhintergrund und Unterteilung der Retina	88

Verzeichnis der Tabellen

2.1	Spezifikationen der Servomotoren	29
2.2	Spezifikation des Infrarot-Meßgerätes	38
3.1	Häufigkeit der verschiedenen Sprungrampenantworten	47

LEBENS LAUF

- Name: Nikolaos Logothetis
geboren: 5.11.1950 in Istanbul/Türkei
Nationalität: Griechisch
Eltern: Konstantin Logothetis, Kaufmann, und Thalia Logothetis geb. Mumdjli, Hausfrau
1956-1962 Besuch der Volksschule Zapion, Istanbul
1962-1966 Besuch des Zographion-Gymnasiums, Istanbul
Aug. 1966 Umzug nach Athen
1966-1968 Besuch des Zweiten Gymnasiums, Athen
1966-1972 Besuch des Konservatoriums Ellinikon, Athen, für Theorie und Klavier
3.7.1968 Abitur
1968-1976 Mathematik-Studium an der Universität Athen
1969-1980 Arbeit als Pianist zur Finanzierung des Studiums
1972-1976 Studium an der Musik-Hochschule, Athen
20.7.1976 Abschluß der theoretischen Fächer und des 3. Studiengangs der Klavierklasse der Musik-hochschule, Athen
15.3.1977 Diplom in Mathematik, Kapodistria Universität, Athen
1977-1980 Studium in Biologie, Aristoteles Universität, Saloniki. Anerkennung von 2 Semestern
4.7.1980 Diplom der Biologie, Aristoteles Universität, Saloniki
11.1.1980 Heirat mit Janna Karagianni
1980 Intensivkurs in Deutsch am Goethe-Institut in Athen
1.4.1980 Praktikum in biologischer Kybernetik (4 Monate) bei Prof. Dr. D. Varju, Universität Tübingen
Seit 1981 DAAD-Stipendium. Promotionsstudium am Institut für Medizinische Psychologie, Vorstand Prof. Dr. E. Pöppel, der Ludwig-Maximilians-Universität München.

